АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXV

3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1940 ЛЕНИНГРАД

Ботанический журнал СССР том 25 (1940) № 3

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Я. Е. Элленгорн. Критический пересмотр митоза в связи с учением о спиральной структуре хромосом (с 12 табл.) 189

А. С. Лазаренко. *Mnium heterophyllum* (Hook.) Schwgr. — доледниковый реликт на Средне-русской возвышенности (с 1 картой) 239

И. Т. Васильченко. Материалы к изучению многолетних люцерн западного Тянь-шаня (с 1 рис.) 244

В. И. Кречетович. Ракитники восточной Европы 252

II. ХРОНИКА 265

Journal Botanique de l'URSS Tome 25 (1940) № 3

SOMMAIRE

Page

I. ARTICLES ORIGINAUX

J. E. Ellenhorn. A critical revision of mitosis in connection with the theory of the spiral chromosome structure (with 12 tab.) 235

A. S. Lazarenko. *Mnium heterophyllum* (Hook.) Schwgr. — une relique préglaciaire sur l'élévation russe centrale (avec 1 carte) 239

I. T. Vassilczenko. Beiträge zum Studium der mehrjährigen Luzerne des Westlichen Tian-Schan (mit 1 Abb.) 251

V. I. Kreczetowicz. Der Geissklee Ost-Europas 264

II. CHRONIQUE 265

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР
JOURNAL BOTANIQUE DE l'URSS

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Л. КОМАРОВ*
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXV

3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1940 ЛЕНИНГРАД

ТОМ 25 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1940 № 3
TOME 25 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1940 No 3

Я. Е. ЭЛЛЕНГОРН

Критический пересмотр митоза в связи с учением о спиральной структуре хромосом

С 12 таблицами рисунков

(Получено 2 X 1939)

I. Общие замечания

Вопрос о спиральной структуре хромосом в настоящее время является центральным моментом при исследовании митоза и мейозиса. В некоторых отношениях вопросы спиральной структуры хромосом могут уже считаться вполне выясненными. Едва ли, например, могут возникнуть сомнения в том, что внутри мейотических хромосом имеются спирально изогнутые хромонемы. Изучение спиральных структур мейотических хромосом за последнее время в особенности продвинулось вперед в связи с усовершенствованием методики исследования. Оказалось, что для обнаружения внутренних структур мейотических хромосом, т. е. заключенных внутри них спирально изогнутых хроматид, в общем, не играет особой роли фиксация материала по тому или иному рецепту или же окраска препаратов каким-либо специальным методом.

Конечно, фиксация материала и способ окраски препаратов имеют важное значение, но, подчеркиваю это, отнюдь не решающее. Для получения препаратов со спиральной структурой в мейотических хромосомах решающим фактором оказывается состояние объекта перед фиксацией. Обработка мазков материнских клеток пыльцы перед фиксацией парами аммиака — метод Кувада (Kuwada [45]) — открыла в этом отношении огромные возможности.

В последнее время методика предфиксационной обработки материала для обнаружения внутреннего строения мейотических хромосом значительно усовершенствована. При обработке материала парами аммиака перед фиксацией по методу Кувада трудно сколько-нибудь точно дозировать воздействие. Усовершенствование метода Кувада, предложенное его учеником Оура (Oura [72]), в значительной степени устраняет указанные трудности.

Судя по тем микрофотографиям, которые приведены в работе Оура, можно заключить, что автором получены прекрасные результаты при обработке материала перед фиксацией растворами KCN, $NaHCO_3$, NaOCl в концентрациях от 2^{-4} до 2^{-9} мол.

Предфиксационной обработкой материала возможно, оказывается, растворить хроматин мейотических хромосом и обнаружить внутри них спирально изогнутые хромонемы. В различных видоизменениях метод этот нашел широкое применение в современной цитологической технике. Следует отметить, что растворение хроматина, с целью обнаружения структурных элементов внутри хромосом, с большим успехом применяется всеми авторами при изучении внутренних структур мейотических хромосом, хотя способы растворения хроматина и различны. Кроме двух вышеуказанных работ, специально посвященных методике растворения хроматина мейотических хромосом, следует отметить работы других авторов: Небеля (Nebel [69]) и Гёскинс и Смис (Huskins and Smith [30]). Небель получил и растворение хроматина мейотических хромосом при кратковременном подсушивании мазков материнских клеток пыльцы на предметных стеклах перед фиксацией. Кроме того, растворение хроматина Небелем было получено при обработке материала раствором Na_2SO_3.

Если вопрос о спиральной структуре мейотических хромосом, во всяком случае в некоторых отношениях, вполне ясен, то положение это не следует распространять на митоз. Пока только замечу, что если сам по себе факт наличия спиралей в мейотических хромосомах не подлежит сомнению, то очень недоказательными являются все те данные, которые относятся к вопросу о спиральных структурах митотических хромосом.

Здесь, однако, следует внести некоторую ясность. Дело в том, что большинство исследований, трактующих о спиральных хромонемах в митотических хромосомах, собственно к митозу не относятся. Ведь второе редукционное деление не должно все же рассматриваться как «типичный» митоз. Во втором редукционном делении хромосомы хотя и значительно более длинные, чем в метафазах первого редукционного деления, но все же, по сравнению с хромосомами митозов в меристемах корешков, значительно укорочены.

Однако, подавляющее большинство данных о спиральных структурах митотических хромосом относится именно к хромосомам материнских клеток пыльцы или, в лучшем случае, хромосомам митозов первичного ядра пыльцевого зерна. Структуры хромосом в обоих случаях рассматриваются обычно именно как структуры, присущие митотическим хромосомам, — характерные для них. Не говоря о том, что хромосомы второго редукционного деления не всегда являются в полном смысле аналогичными хромосомам митозов, следует подчеркнуть, что то же относится и к митотическим хромосомам делений ядер в пыльцевых зернах. В обоих случаях сильное сокращение хромосом, конечно, может обусловить существенные изменения внутренней структуры этих хромосом по сравнению с хромосомами «типичных» митозов.

Впрочем, вполне понятно, почему именно структуры митотических хромосом по преимуществу исследовались на отдельных клетках, а не в меристемах корешков. Возможность обработать перед фиксацией отдельную клетку, хотя бы, например, парами аммиака, значительно легче, чем обработка меристематических клеток корня.

Из всего вышеизложенного следует сделать вывод о том, что структура митотических хромосом должна изучаться с учетом того, какой именно митоз исследуется. Конечно, сокращение хромосом, о котором шла речь и которое, как правило, имеет место во втором редукционном делении и в делении первичного ядра пыльцевого зерна, не должно рассматриваться как явление исключительное, наблюдаемое только в этих двух случаях. Даже и в корешках, в особенности в клетках, расположенных около самого кончика корня, очень часто удается наблюдать сильно сокращенные хромосомы. Известен целый ряд факторов, вызывающих сокращение хромосом в митозах. Метод укорочения хромосом низкой температурой, предложенный Л. Н. Делоне [11], в настоящее время вошел даже в цитологическую практику.

Второй вывод, который также следует из изложенных выше данных, относится к условиям культуры подопытного материала. Условия культуры подопытного материала должны быть такими, чтобы сокращение хромосом было, по возможности, предотвращено.

II. О спиральной структуре хромосом

А. Замечания по поводу терминологии

Спиральные структуры хромосом изучаются многими авторами, и термины, употребляемые для обозначения одного и того же явления, оказываются иногда совершенно различными.

Поэтому, прежде чем переходить к подробному изложению данных о спиральной структуре хромосом, необходимо вкратце остановиться на терминологии. Может показаться, что вопрос о терминологии неуместен в данном абзаце, т. е. перед изложением всего материала. Отчасти это, конечно, так, но, с другой стороны, без предварительного пояснения хотя бы двух основных терминов невозможно изложение материала, имея в виду запутанность вопроса о спиральной структуре хромосом. Английские термины «coli» и «coiling», т. е. свертывание нити в кольца, очень часто, в особенности в 1927—1930 гг., японскими авторами употребляются на ряду с терминами «spiral» и «spiralisation», т. е. спираль, спирализация.

В последнее время обнаруживаемые в мейотических хромосомах структуры называются «spiral structure». Термином же «coiling» чаще всего обозначается процесс сокращения нитей, в течение которого они закручиваются в спирали.

С любезного разрешения проф. Г. А. Левитского, позволяю себе привести мнение, которое было им высказано по этому поводу. Г. А. Левитский отметил, что «спиралями» называть структуры, обнаруженные в мейотических хромосомах (например, аналогичные изображенным на рис. 87 табл. IX), неправильно. По мнению Г. А. Левитского такие нити следовало бы обозначать «винтообразно закрученными».

Конечно, с этим целиком следует согласиться. Однако, в данном сообщении я оставляю русский термин спираль только потому, что он уже прочно вошел в обиход, стал привычным. Кроме этого термина, следует подробнее остановиться еще на одном, который очень часто или употребляется неверно, или вовсе не употребляется. На рис. 88 табл. IX изображены взаимно обвивающиеся нити. В противоположность спирализации хроматид, такое расположение их было обозначено Кувада, а затем принято и большинством цитологов, термином «twisting», т. е. скручивание, обвивание. Подчеркиваю, что термином «twisting» следует обозначать именно взаимное обвивание хроматид, а ни в коей мере не спирализацию их.

Дочерние хроматиды, будь они расположены параллельно или взаимно обвиты, могут быть совместно закручены в спирали. Употребление терминов «spiralisation» или, по-русски, «спирализация» и «twisting» — «обвивание», в дальнейшем будут употребляться мною в соответствии с данными выше разъяснениями и оговорками.

В. Исторические данные

Переходя к изложению литературных данных о спиральной структуре хромосом, необходимо отметить следующее. Хотя задачей данного сообщения и является критический пересмотр митоза в связи с учением о спиральной структуре хромосом, нельзя все же ограничиться приведением литературных данных только в отношении митоза. Невозможным это оказывается потому, что учение о спиральной структуре хромосом наиболее полно разработано именно в отношении мейозиса. В мою задачу не входит изложение всех имеющихся литературных данных по вопросу о спиральной структуре хромосом. Настоящая глава ни в коей мере не должна рассматриваться как исчерпывающая сводка всех работ, затрагивающих эту проблему. Мною приводятся, с одной стороны, работы, характерные для того или иного этапа в изучении внутренних структур хромосом — наиболее важные и характерные исследования, — а с другой стороны, в данной главе использованы литературные данные, имеющие непосредственное отношение к изучаемому вопросу, и значительный иллюстративный материал (микрофотографии), который, будучи обработан специальным методом, послужил для проведения нового, оригинального переисследования всех документальных данных по спиральной структуре хромосом.

В работе Баранецкого (Baranetzky [1]) в мейозисе у *Tradescantia* были впервые описаны спиральные структуры хромосом. До сих пор изумительные данные этого автора недооценены. Касаясь работы Баранецкого, различные авторы, обычно, констатируют только тот факт, что им обнаружены были спиральные структуры мейотических хромосом.

Конечно, теперь обнаружение спиральных структур не представляет особых затруднений, но Баранецким эти структуры исследованы были в то время, когда о внутренней организации хромосом ничего не было известно. Тем не менее изображение спиральной структуры дано автором столь точно, что, даже 50 лет спустя, тщательное изучение его рисунков могло бы навести исследователей, работавших в 1927—1930 гг., на весьма важные детали, переоткрытые только впоследствии.

Исследования этим автором проводились на живых материнских клетках пыльцы, помещенных в капле воды. Повидимому, среда, в которой находились

ТАБЛИЦА I (PLATE I)

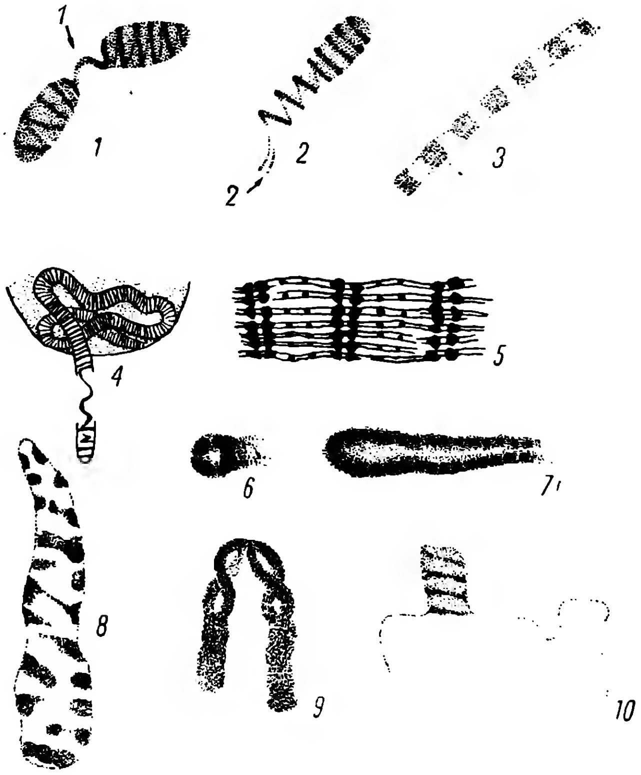


Рис. 1—10.

Рис. 1 и 2 заимствованы из работы Baranetzky, 1880. Из рисунка автора 41 в данном случае взяты только две отдельные хромосомы № 1-*a*, № 2-*b*.

Рис. 1 — стрелкою за № *1* мною отмечена кинетическая перетяжка. Видно изменение направления закручивания спирали. — Рис. 2. Стрелкою № *2* мною отмечена раздвоенность хромосомы, на что было обращено внимание и самим Baranetzky.

Рис. 3. Из работы Strassburger, 1882. Профатическая хромосома из эндосперма *Fritillaria imperialis*.

Рис. 4 и 5. Из Carnoy, 1884.

Рис. 4. Ядро из слюнной железы двукрылого. Carnoy пишет «la partie intérieure se déroule sous la forme d'un fil spiral». Повидимому, на вытянутых хромосомах какие-то структуры были приняты автором за развернутую спираль, что, впрочем, не помешало автору вполне отчетливо разобраться в строении дисков, наблюдаемых им в хромосомах слюнных желез.

Рис. 5. Деталь отдельной хромосомы слюнной железы двукрылого. Очень точно изображено строение дисков из хромомеров.

Рис. 6, 7. Из Навашина С. Г., 1910.

Хромомеры в хромосомах деления генеративного ядра пыльцевых трубочек. *Lilium martagon*. На рис. 6 поперечное оптическое сечение одной из хромосом. Видны четыре хромонемы.

Рис. 8. Из Sands H., 1923.

Мейотическая хромосома *Tradescantia virginica*. Структура хромосомы, изображенная автором, несомненно, является результатом распада спирали.

Рис. 9—10. Из Kaufmann, 1926.

Рис. 9. Анафатическая хромосома. В анафазе хроматиды перевиты (twisting).

Рис. 10. Одна из хромосом телофатического ядра «. . .the thightening of the spirals. . . give indications of more closely wound threads than during the earlier stages. . .» Сокращение хромосом, имевшее место в телофазе (tassement polaire), обусловило спирализацию хромосом в телефазе. *Podophyllum*.

Fig. 1—10.

Fig. 1 and 2. From Baranetzky, 1880. Out of the author's fig. n° 41 only two individual chromosomes are reproduced.

Fig. 1. Arrow *1* indicates the kinetic constriction of these chromosomes. In their arms the change in direction of spiral running is visible.

наблюдаемые клетки, представляла смесь слизи, выдавливаемой из пыльников вместе с материнскими клетками пыльцы, с водою. Очевидно, что среда эта в силу каких-то обстоятельств обусловила частичное растворение хроматина мейотических хромосом. Именно, это «растворение» хроматина, как уже указано было ранее, и является непременным условием для обнаружения спиральных структур мейотических хромосом. Если учесть, что спиральные структуры Баранецким наблюдались на неокрашенных препаратах, то остается только поражаться точности его наблюдений.

Укажу, например, следующее. На рис. 1 и 2 табл. I, заимствованных мною из работы Баранецкого [1], стрелкою за № 1 отмечена одна из хромосом. Направление спирализации хромонем в правом плече ее и в левом оказывается различным. Правда, сам автор ничего по этому поводу не написал, но объективность его наблюдений столь велика, что рисунки совершенно ясно свидетельствуют о том, что видел автор. Изменение в направлении спирализации хромонем, происходящее в месте кинетической перетяжки, теперь, как известно, описано, но в первых работах Кувада (Kuwada [43, 44]), Кауфмана (Kaufmann [35]) и Сакамура (Sakamura [73]) оно не было еще обнаружено. На рис. 2 стрелкой № *2* мною отмечен раздвоенный конец одной из хроматид.

Двумя годами позднее работы Баранецкого вышла работа Страсбургера (Strassburger [86]), посвященная изучению структур митотических хромосом.

В этой работе Страсбургер в профатических хромосомах ядер эндосперма *Fritillaria imperialis* наблюдал в профазах хромосомы, состоящие из ряда чередующихся дисков; одни из них хорошо окрашивались, а другие не окрашивались. Страсбургер несомненно имел дело с хромомерами, но почему-то он считал, что наблюдаемые им структуры должны быть идентичны тем спиралям, которые в мейозисе описал Баранецкий (рис. 3 табл. I).

В сводке Карнуа (Carnoy [7]) 1884 г. приводятся данные о структурах хромосом в слюнных железах у личинок двукрылых. Крайне любопытно, что в некоторых случаях Карнуа в этих хромосомах наблюдал «les disques transversaux», а иногда по его же данным, «. . .la partie intérieure se déroule sous la forme d'un fil spiral» (рис. 4 и 5 табл. I). Замечательно, что даже в 1931 г., в работе Кауфмана (Kaufmann [36]), повторяется ошибка Карнуа. Как известно и для хромосом слюнных желез *Drosophila* Кауфманом были описаны не диски, а спирали.

В работах Фармер и Шоув (Farmer and Shove [17]), Мияке (Miyake [63]) и ван Херверден (van Herverden [25]) хотя и были попытки проверить и подробнее исследовать спиральные структуры, описанные Баранецким, но, кроме путаницы в этом

Подписи к рисункам табл. I (продолжение)

Fig. 2. Arrow *2* indicates the dual nature of the spiral thread.

Fig. 3. From Strassburger, 1882. Prophatic chromosome from the endosperm of *Fritillaria imperialis*.

Fig. 4 and 5. From Carnoy, 1884.

Fig. 4. Nucleus of a salivary gland cell of a dipteran. Carnoy describes this figure as a «partie intérieure qui se déroule sous la forme d'un fil spiral» Possibly Carnoy mistook some structures in the crushed nucleus for an uncoiled spiral.

Fig. 5. Detail of a chromosome from the salivary gland cells of a dipteran. The discs and their chromomere structure as well as chromonemes are represented very clearly.

Fig. 6—7. From Nawaschin, S. G., 1910.

Representing the chromomere structure of chromosomes at mitosis of the pollen tube nucleus in *Lilium Martagon*.

Fig. 6. Represents the transversal optical section of such a chromosome; its quadruple nature is visible.

Fig. 8. From Sands, 1923. Meiotic chromosome of *Tradescantia virginica*. The structure of the chromosome represented by the author, is indoubtley the result of desintegration of the spiral structure.

Fig. 9—10. From Kaufmann B., 1926.

Fig. 9. Anaphatic chromosome of mitosis in *Podophyllum* root tip with twisted chromatides.

Fig. 10. One of the chromosomes of a telophatic nucleus of mitosis in *Podophyllum* root tip. According to Kaufmann at this stage «. . .the thigtening of the spirals. . . give indications of more closely wound threads than during the earlier stages»

вопросе, не привели ни к каким положительным результатам. Так, например, ван Херверден в 1910 г., повидимому, наблюдал спиральные структуры мейотических хромосом у *Tradescantia*, но, в противоположность Страсбургеру, истолковал их как диски.

В общем, нужно сказать, что отдельные работы по изучению спиральной структуры хромосом, появлявшиеся до 1926 г., не создали особого интереса к этому вопросу и не поставили его в центр внимания всех цитологов. Оставаясь «частным» вопросом цитологии, спиральная структура хромосом многими авторами в течение этого периода все же исследовалась. Наиболее известны следующие работы: Боневи (Bonnevie [4,5]), де Горн (de Horne [27]), Вейдовского (Vejdovsky [93]).

Хотя работы эти и выполнены весьма добросовестно, однако, они не представляют того интереса, что позднейшие исследования, даже и менее совершенные в техническом отношении. На долю вышеуказанных авторов выпала задача подготовить почву. И несомненно, что все дальнейшее развитие учения о спиральной структуре хромосом во многих отношениях исходит из наблюдений, изложенных в работах этих именно авторов. В указанных работах делаются попытки установить соотношение между хромонемами (т. е. теми интенсивно окрашивающимися нитями, что обнаруживаются внутри хромосом) и структурами покоящихся ядер.

Концепция уже вполне сложившаяся — речь идет уже буквально о морфологической непрерывности хромосом, о наличии нитей в покоящихся ядрах. Недостаточное количество фактов, а главным образом, обилие фактов противоречивых, не приводит еще к окончательному решению вопроса.

Вполне возможно также, что относительно слабое развитие генетических исследований того времени еще не дает достаточно сильной опоры исследованиям, которые, по самой сути своей, могли бы быть названы цито-генетическими. В основном проведено только предварительное изучение вопроса — структуры хромосом и соотношения их со структурою покоящихся ядер уже намечены, но это еще не совсем определенные структуры, еще «плохо знакомые».

Ведь исследование Венрича (Wenrich [94]) об индивидуальности хромомер профатических хромосом появляется позднее — только в 1916 г. Следовательно, только к этому периоду хромосому удается «узнать в лицо».

В качестве исследования, характерного для этого периода, можно указать на работу Шнейдера (Schneider [77]). Работа носит название «Chromosomengenese», в ней приводится ряд весьма интересных данных о структурах хромосом, но в то же время автор полагает, что в покоящихся ядрах от хромосом остаются не хромонемы, а какие-то другие структуры.

Даже в 1923 г. вопросы спиральной структуры хромосом и связь их с покоящимися ядрами еще оставались не вполне определенными. Вполне ясное отражение такого состояния вопроса может дать, например, рассмотрение работы Сэндз (Sands [74]). Автору известны все данные о структуре хромосом и покоящихся ядер, которые характерны для предшествующего периода. В своем исследовании автор встретился со структурами хромосом и не разобрался в вопросе. Например, на рис. 8, табл. I мною приводятся изображения мейотических хромосом из работы Сэндз 1923 г. На рисунках Сэндз в некоторых случаях видны структуры, не оставляющие сомнений в отношении истолкования их, конечно, в настоящее время. Ясно, что спирали в мейотических хромосомах этот автор имел возможность наблюдать. И все же отношение к «частному» вопросу о спиралях не могло, оказывается, именно на них сосредоточить внимание автора.

Центральным моментом работы является описание тех глыбок хроматина, которые удавалось наблюдать в хромосомах. Примером этого может служить фиг. 8 и описание ее, данное автором.

Тот факт, что даже в этой хромосоме отдельные глыбки соединены между собою по спирали, не заставляет еще автора видеть в наблюдаемых им структурах остатки разрушившихся спиральных хромонем, хотя, повторяю это, имелось уже достаточно оснований к этому из всех имевшихся и известных автору литературных данных.

ТАБЛИЦА II (PLATE II)

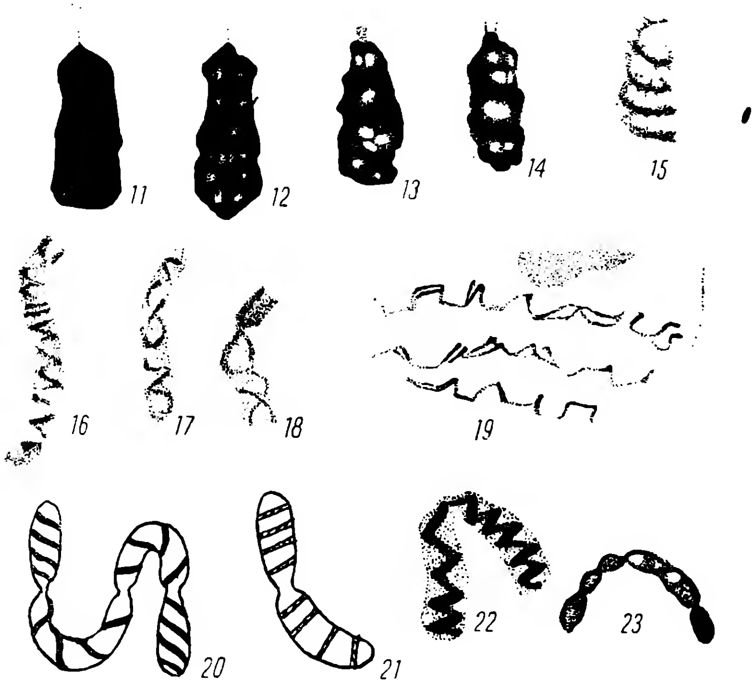


Рис. 11—23.

Рис. 11—15 «. . .This series shows fixation gradation from the solid rod through vacuolated structure to the single, and eventually the double spiral thread». . . Из Kaufmann, 1926.

Рис. 16—19. Из Sharp L., 1929.

Рис. 16. Анафатическая хромосома.

Рис. 17. Телофатическая хромосома в момент сокращения ядра.

Рис. 18. Профатическая хромосома. *Allium cepa*.

Рис. 19. Интерфатическое ядро. *Vicia*.

Рис. 20—21. Из Ishii, 1931.

Рис. 20. Большая спираль без внутренней структуры.

Рис. 21. Дважды изогнутая спираль. *Rhoeo discolor*.

Рис. 22—23. Из Taylor W., 1931.

Рис. 22. Анафатическая хромосома в мейозисе. Хорошо видны спирали.

Рис. 23. Хромосомы анафаз второго деления «. . .the threads which are found in spiral lying side by side».

В данном случае автор хотя и пишет о спирали в хромосомах второго редукционного деления, но, однако, наблюдал он в этом случае только обвивание хромонем (twisting) *Gasteria*.

Fig. 11—23.

Fig. 11—15. From Kaufmann, 1926.

According to Kaufmann «. . .this series shows fixation gradation from the solid rod through vacuolated structure to the single, and eventually the double spiral thread.

Fig. 16—19. From Sharp L., 1929.

Fig. 16. Spiral structure of anaphatic chromosome at mitosis in root-tips of *Allium cepa*. In comparison with my own figures (as e. g. nos. 61—64) this structure may be regarded as due by to the chromomere structure of anaphatic chromosomes at mitosis.

Fig. 17. Spiral structure of a telophatic chromosome during the contraction of the telophatic nucleus in root-tips mitosis in *Allium cepa*.

Fig. 18. Prophatic chromosome in root-tips mitosis in *Allium cepa*.

Fig. 19. An interphatic nucleus from root-tips of *Vicia*.

Fig. 20—21. From Ishii, 1931. Meiotic chromosomes of *Rhoeo discolor*.

Fig. 20. The major spiral without internal structure.

Fig. 21. The double coiled spiral.

Fig. 22—23. From Taylor, 1931.

Fig. 22. Meiotic anaphatic chromosome of *Gasteria* with spiral structure.

Fig. 23. Chromosome from the second meiotic division of *Gasteria*. According to Taylor at this stage «. . .the threads which are found in spiral lying side by side». In this case the «spirals» are represented by Taylor as two twisted chromonemes.

ТАБЛИЦА III (PLATE III)

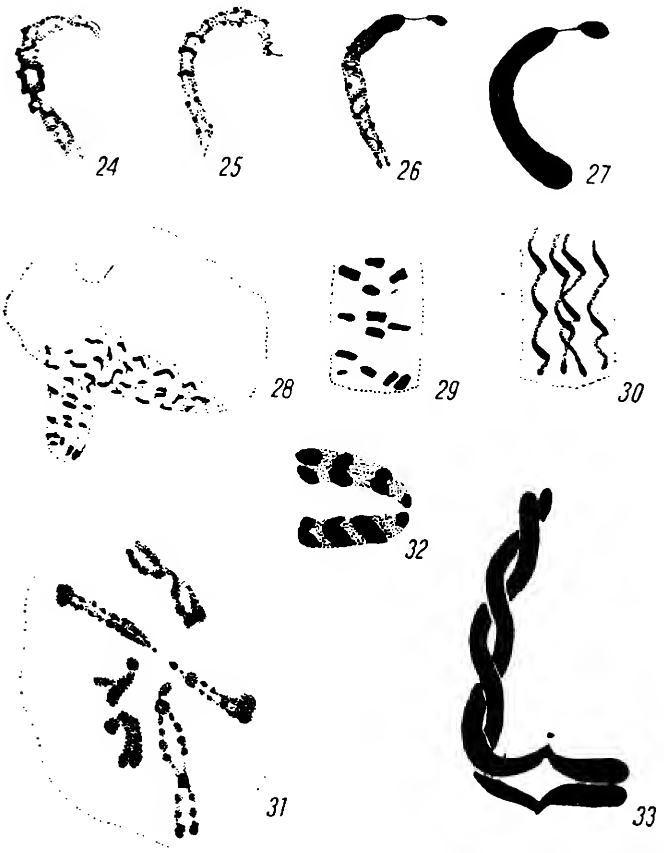


Рис. 24—33.

Рис. 24—27 из Tuan, 1931.

Постепенное обнаружение внутренней структуры хромосом «третьего» (необычного вообще) редукционного деления «. . .process of regression». Хотя автор и описывает спирали, но, повидимому, в действительности им наблюдались хромомеры. Особенно отчетливо они видны на рис. 25 *Gasteria*.

Рис. 28—30, 32. Из Nebel B., 1933.

Рис. 28. Телофатическое ядро с оптическим сечением хромонем в одном из участков его.

Рис. 29. Положение оптических сечений.

Рис. 30. Физическая интерпретация наблюдений — 4 хроматиды в телофатической хромосоме.

Рис. 31. Из Geitler, 1929.

Хромомеры метафических хромосом *Crepis capillaris*. Хотя автор и описал хромомерное строение метафических хромосом, но в более поздних работах отказался от этой точки зрения, полагая, что наблюдавшиеся в данном случае хромомеры митотических хромосом являются оптическими сечениями спиралей.

Рис. 32. Участок метафической хромосомы. По мнению автора здесь видны спирали. По моему мнению, подобную картину вернее было бы расценить как хромомерное строение хромосомы *Tradescantia reflexa*.

Рис. 33. По Darlington C., 1936.

Обвивание дочерних половинок метафической хромосомой *Fritillaria Elwesii*. Несмотря на то, что по мнению Darlington перед анафазой дочерние половинки хромосом должны лежать параллельно друг другу, по его же рисункам можно убедиться в том, что этого не бывает.

Fig. 24—33.

Fig. 24—27. From Tuan, 1931. Showing the progressing desintegration of chromosomes of the «third» meiotic division of *Gasteria* and their internal structure, these structures are described by Tuan as spirals. It is possible that in fig. 25 not only spirals are visible but also chromomeres.

Fig. 28—30 and 32. From Nebel B., 1933.

Mitosis in root-tips of *Tradescantia reflexa*.

То же, впрочем, можно заметить и по поводу работы Шарп (Sharp [82]) и его книги «An introduction to cytology» (1926 г.). В своем оригинальном исследовании митоза у *Tradescantia* в 1920 г. Шарп, большой знаток специальной цитологической литературы, все же не мог еще оторваться от взглядов на вакуолизацию хромосом в телофазах. Рисунки, приводимые автором в этой работе, весьма похожи на те, что приведены им через 9 лет, когда теория о спиральной структуре хромосом была, в качестве руководящего принципа, положена в основу нового исследования митоза, предпринятого Шарпом в 1929 г. Любопытно отметить, что в методике исследования Шарпа (Sharp [84]) в работе 1929 г. уже введена предфиксационная обработка материала.

Появление ряда работ бельгийского цитолога Мартенс (Martens) сыграло очень важную роль. Его работы [55,56,57,58,59,60] внесли если и не окончательную, то все же очень значительную ясность в изучение структур покоящихся ядер: наличие в них нитей стало очевидным. Вся литература, относящаяся к ранним периодам изучения этого вопроса, имеется в работах Мартенс и мною, как не имеющая прямого отношения к затрагиваемому вопросу, не приводится. Кроме исследований покоящихся ядер этим автором были изучены также и структуры хромосом и связь их со структурою покоящихся ядер; впрочем, в этой части исследования Мартенса имели меньшее значение. В ранних исследованиях Мартенса описаны структуры хромосом, весьма сходные с «дисками» и только впоследствии, подтверждая других авторов, Мартенс уточнил свои наблюдения и в этом отношении, дав прекрасные рисунки спиральных структур хромосом.

Новый этап в изучении спиральной структуры хромосом открыли работы Кауфмана (Kaufmann [35]), Кувада и Сугимото (Kuwada and Sugimoto [51]), Кувада (Kuwada [44]), Сакамура (Sakamura [73]), Шарпа (Sharp [84]), Телезинского (Telezynski [88]), Тейлора (Taylor [87]).

О спиральной структуре, т. е. о строении мейотических хромосом, имеются данные в работах Кауфмана, Сакамура, Кувада и Сугимото, Кувада, Тейлора, а работы Шарпа, Телезинского целиком относятся к изучению структур хромосом в митозе.

Микрофотографии Кувада и Сугимото, Кувада и Сакамура свидетельствуют о том, что авторами в мейозисе у *Tradescantia* были получены безукоризненные спиральные структуры хромосом.

Но все же, исследование Кауфмана того же года значительно более ценно именно потому, что единичных наблюдений о спиральной структуре хромосом к этому периоду было уже не мало. Изображая ряд мейотических хромосом, на которых можно проследить постепенное появление спирально закрученных хроматид, Кауфман пишет: «This series shows fixation gradation from the solid rod through vacuolated structure to the single, and eventually the double spiral thread. . .» (рис. 11—15 табл. II).

В то время сам Кауфман не мог еще объяснить, в чем же, собственно, заключались те условия, которые позволили ему столь отчетливо обнаружить спиральную структуру мейотических хромосом.

Подписи к рисункам табл. III (продолжение)

Fig. 28. Telophatic nucleus with optical section of chromatids.

Fig. 29. Optical sections of chromatids in telophatic chromosome.

Fig. 30. Physical interpretation of observed images. Four chromatids run in a telophatic chromosome.

Fig. 31. From Geitler, 1929.

The chromomere structure of mitotic chromosomes in *Crepis capillaris*. The chromomeres of mitotic chromosomes described and so clearly represented by Geitler in 1929, are now interpreted by him as optical sections of minor spirals of mitotic chromosomes.

Fig. 32. End of metaphatic chromosome. According to Nebel spiral structure of this chromosome is shown. In my opinion Nebel has observed not spirals but chromomeres. See also my own figures n°n° 65—67.

Fig. 33. From Darlington 1936.

The twisting of daughter halves of mitotic chromosomes of *Fritillaria Elwesii*.

Этой стороне вопроса автор вообще не уделяет внимания и целиком посвящает работу описанию структур мейотических хромосом и связи их со структурами покоящихся ядер. Само заглавие работы: «Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle» в точности соответствует у Кауфмана содержанию ее. Именно, в этой работе вопрос этот нашел свое наиболее полное разрешение.

Все последующие авторы, работавшие по изучению спиральной структуры митотических и мейотических хромосом, исходят в той или иной степени из этой именно формулировки вопроса, и даже содержание работ, совершенно оригинальных по существу, в позднейшее время все же в той или иной степени тесно связано с кругом вопросов, затронутых Кауфманом в работе 1926 г.

Еще в работах Мартенса была установлена связь элементов ядерных остовов — несомненно нитей — с формированием хромосом. Нить, существующая в покоящихся ядрах, как основа хромосом, — такова была окончательная формулировка. В 1927 г. П. И. Живаго указывает, что нити эти, по его мнению, ахроматиновые.

На первый взгляд формулировка Кауфмана, в конце концов, или очень близка или мало чем отличается от формулировок Мартенса «Le cycle des chromosomes somatiques» и многих из его предшественников. Решение вопроса было уже ясно, но доказательств в пользу его было, повидимому, еще недостаточно.

Замечательные рисунки Кауфмана и его описания всех тончайших деталей процесса телофатических изменений хромосом, вся серия данных им доказательств о связи спиральных структур хромосом с покоящимися ядрами окончательно переносит вопрос о спиральных структурах из «частных» в «общие» и притом важнейшие вопросы современной цитологии.

Повидимому, некоторым откликом на работу Кауфмана, но, подчеркиваю это, откликом совершенно оригинальным, явилось сообщение Фуджи (Fujii [19]), не появившееся, к сожалению, в печати ни на одном из европейских языков. Впрочем, по работам учеников Фуджи, т. е. по работам Кувада, Шинке (Shinke), Като (Kato), Ивата (Iwata) и др. вполне определенно можно заключить о том основном пункте, который являлся наиболее важным в концепции Фуджи.

Пересмотрев вопрос о спиральной структуре мейотических хромосом, Фуджи пришел к тому выводу, что сами спирали являются сложными. По мнению Фуджи, спиральные хромонемы являются не просто нитями, а в свою очередь состоят из оборотов очень тонкой и значительно более узкой спирали. Структуру таких спиралей Фуджи обозначил термином «double-coiled spiral», т. е. дважды изогнутой спирали.

В виде схемы «single-coiled spiral», т. е. единично согнутая спираль, и «double-coiled spiral», т. е. дважды изогнутая спираль, мною изображены на рис. 85 и 86 табл. IX. По мнению Фуджи в митозе хромонемы более просто организованы, чем в мейозисе. В митотических хромосомах Фуджи обнаружил только единично изогнутые спирали, а в мейозисе им были обнаружены дважды изогнутые спирали. Двойным сокращением хромонем в мейозисе Фуджи и объяснил укорачивание мейотических хромосом. Работы Фуджи и Кауфмана и определили те два пути, по которым развивалось в дальнейшем изучение спиральных структур хромосом. Впрочем до 1930 г., т. е. до появления работы Шинке, воззрения Фуджи не привлекали внимания японских цитологов и оставались неизвестными европейским цитологам. В период с 1926 по 1931 г. в результате работ Кауфмана, Шарпа, Телезинского и Тейлора сложилось вполне отчетливое представление о цикле хроматид в митозе, основные положения которого были намечены уже в работе Кауфмана. Цикл хроматид в митозе, описанный этими авторами, в общих чертах заключается в следующем.

1. В хромосомах в митозе нет спиралей. Дочерние хроматиды только обвиваются одна вокруг другой.
2. В профатических и метафатических хромосомах имеется по четыре нити.
3. Следовательно в анафатических хромосомах обнаружено по две нити, которые могут быть взаимно обвиты.
4. Хромонемы являются стержневыми участками хромосом и хроматин их окрашивается более интенсивно.

ТАБЛИЦА IV (PLATE IV)

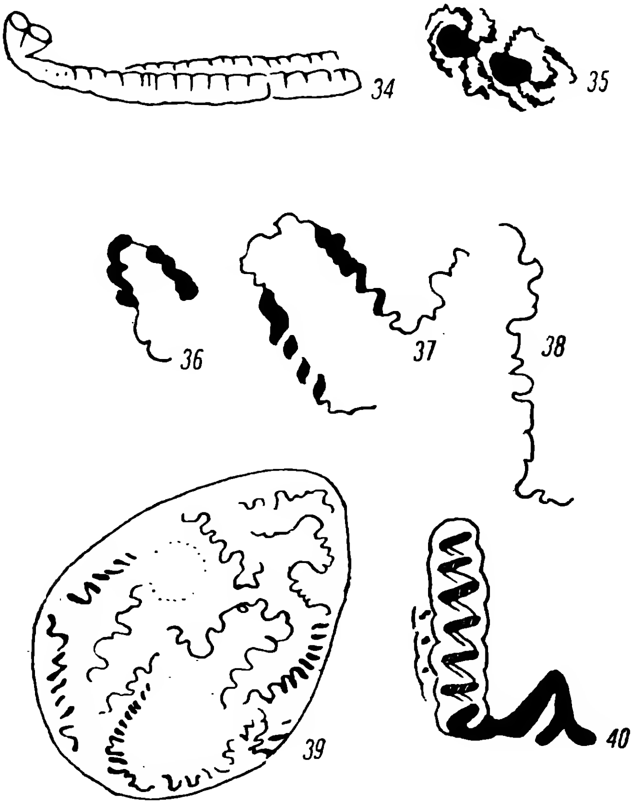


Рис. 34—40.

Рис. 34—35. Из Upcott M., 1936.

Рис. 34. Метафатическая хромосома, деление генеративного ядра *Tulipa*, в которой по мнению автора видна спиральная структура.

Рис. 35. Телофатическое ядро в пыльцевой трубке *Tulipa*. В этом ядре видны спирали. Следует полагать, что эти спирали, как и вообще в митозе, возникли в течение телофатического сокращения хромосом. Даже по рисункам автора видно, что метафатическая хромосома во много раз более длинная, чем поперечник телофатического ядра.

Рис. 36—40. Из Darlington C., 1936.

Рис. 36—38. Спиральные структуры в телофазе и интерфазе митоза в клетках корешка.

Рис. 39. Интерфатическое ядро митоза в клетке корешка — видны спирально закрученные нити. *Fritillaria*.

Рис. 40. Мейотическая хромосома *Fritillaria*. Видны «большая» и внутри нее «малая» спирали.

Fig. 34—40,

Fig. 34—35. From Upcott, 1936.

Mitosis of pollen tube nucleus in *Tulipa*.

Fig. 34. Metaphatic chromosome in with according to the author's description spiral structure is visible.

Fig. 35. Telophatic nucleus with spiralised chromatids. I believe that these spirals are arisen, as generally in the case at mitosis, during the telophatic contraction of the nucleus. Even in the authors figures it is visible that the length of the metaphatic chromosome by several times exceeds the diameter of the telophatic nucleus. See also Nawaschin's figures 6 and 7. Plate I.

Fig. 36—40. From Darlington, 1936.

Fig. 36—39. Root-tips mitosis in *Fritillaria* sp.

Fig. 36—38. Spiral structure at telophase and interphase.

Fig. 39. Interphatic nucleus with spiralised chromatids.

Fig. 40. Meiotic chromosome of *Fritillaria* with double coiled spiral.

5. Остовы покоящихся ядер состоят из хромонем, которые остаются в них от хромосом в результате телофатических превращений, претерпеваемых хромосомами.[1]

Впрочем, интерес к спиральной структуре хромосом уже столь возрос, что в этот период хорошо знакомое и ранее обвивание дочерних половинок профатических, метафатических и анафатических хромосом зачастую называется спирализацией. В работе Белара (Belar [2]) исследован митоз в живых делящихся ядрах в клетках волосков тычиночных нитей *Tradescantia*. При огромной ценности наблюдений Белара, следует все же указать, что для вопроса о цикле хроматид в митозе витальные наблюдения Телезинского, проведенные на том же объекте, имеют несомненно бо̀льшее значение. Работа Белара носит более общий характер.

Автор только констатирует тот факт, что в покоящихся ядрах имеются нити, генетически связанные с хромосомами, возникающими в процессе митоза. В работе Телезинского основной целью витальных наблюдений над митозом является исследование всех тех деталей строения митотических хромосом — двойственность хроматид в ана- и телофазах и т. д., которые Кауфман и Шарп описали на фиксированных и окрашенных препаратах.

Параллельно с развитием исследований по митозу и окончательным подведением итогов по циклу хроматид в митозе, появляются работы японских авторов, в которых, главным образом, затрагиваются вопросы спиральной структуры мейотических хромосом.

Еще в 1927 г. Сакамура опубликовал исследование по спиральной структуре мейотических хромосом.

Метод получения спиральных структур заключался в быстром кипячении живых материнских клеток пыльцы в капле воды под покровным стеклом (рис. 96 и 97 табл. X). В этом же году опубликована работа Кувада, в которой автор на мазках, окрашенных ацето-кармином, исследовал спиральную структуру мейотических хромосом *Tradescantia*.

Впрочем микрофотографии, опубликованные в этой работе, мало чем отличаются от тех, которые Кувада совместно с Сугимото были опубликованы в 1926 г.

Работа Шинке (Shinke [78]) интересна в том отношении, что в ней автор впервые пытается найти и продемонстрировать ту double-coiled spiral, о существовании которой еще в 1926 г. на японском научном съезде докладывал Фуджи.[2]

В мейотических хромосомах Шинке обнаружил «numerous discs», расположенные поперек хромонем (рис. 98 табл. XI). Кроме того, наблюдая хромосому, застрявшую в течение анафазы на экваторе. . .«so-called chromosome bridge», Шинке уже категорически утверждает, что в ней им обнаружено «spiral aspect. . .» (рис. 98 табл. XI).

В виде схематических рисунков изображение дважды изогнутых спиралей в мейотических хромосомах *Rhoeo* в 1931 г. приводит[3] Ишии (Ishii [31]) — (рис. 20 и 21 табл. II).

В том же 1931 г. Тейлор опубликовал обширное исследование по изучению спиральной структуры хромосом у *Gasteria*. В работе этого автора с еще большей степенью отчетливости показана разница расположения хроматид в хромосомах мейотических (рис. 22 табл. II) и хромосомах второго редукционного деления (рис. 23 табл. II), чем в работе Кауфмана 1926 г. Впрочем, увлечение спиралями столь велико, что и расположение хроматид в хромосомах второго редукционного деления Тейлор называет иногда спиральным. Однако дело, конечно, не в подобной оговорке, а в том, что, именно, видел автор. С этой стороны данные Тейлор безупречны. Рисунки Тейлор вполне ясны, и именно судя по рисункам, на которых изображены хромосомы второго редукционного деления, можно заключить, что хромонемы в них лишь взаимно обвиты и только местами, вследствие сокращения хромосом, обе нити, будучи перевиты, располагаются наподобие спиралей (рис. 23 табл. II). Иными словами, в основном имеется twisting, а не coiling. Различие в «спиральной» структуре мейотических хромосом во втором редукционном делении и в мейозисе, повидимому, было совершенно ясно и самому Тейлор. Именно этим можно объяснить то, правда, очень краткое замечание, которое Тейлор все же делает о структуре хромосом второго редукционного деления при сравнении их с хромосомами в митозах меристем корешков. Тейлор по этому поводу пишет: «It (т. е. хромосома второго редукционного деления. *Я. Э.*) approximates in structure character to the simple vegetative chromosomes». Ни в первом редукционном делении, ни во втором Тейлор не обнаружил, да и вообще не исследовал внутренней структуры хроматид, т. е. не касался вопроса о дважды или единично изогнутых спиралях.

---

[1] По Шарпу, имеются спирали и в митозе, но не в хромосомах, а в интерфатических ядрах, или, по его терминологии, в течение «spiral stage».

[2] Впервые микрофотография спиральных структур была опубликована Кувада и Сугимото [51]. К сожалению, эта фотография воспроизведена в печати очень плохо и не поддается пересъемке.

[3] Работа Ишии напечатана на японском языке и известна мне по реферату Шинке, любезно составленному им по моей просьбе. Пользуюсь случаем выразить д-ру Шинке глубокую благодарность.

Особое значение имеет работа Кувада 1932 г. В этой работе автор описывает двойную спираль с бо́льшими подробностями, чем Шинке [78] (рис. 93, 94 табл. X). Если о существовании двойной спирали Шинке заключал только на основании поперечной исчерченности хроматид мейотических хромосом, то Кувада, изучая ее более внимательно, приходит к выводу о том, что «. . .the spiral of the higher order is double in the metaphase consisting of two of the spirals of lower order».

Вывод Кувада о двойственности «малых» спиралей, т. е. о том, что в хромонемах мейотических хромосом имеется не одна более тонкая спираль, а две, расположенные параллельно, конечно, очень важен. Параллельное расположение двух нитей в спирально закрученных хроматидах было совершенно необходимым, так как двойственность нитей мейотических метафатических хромосом к тому времени не оставляла сомнений. Работа Кувада наиболее интересна в том отношении, что автором была предложена прекрасная методика для обнаружения спиральной структуры мейотических хромосом.

Именно после работы Кувада появление в препаратах спиральных структур перестало носить случайный характер. В 1933 г. Небель, растворяя хроматин мейотических хромосом или обработкой материала раствором Na_2SO_3, или же подсушиванием мазков перед фиксацией, получил прекрасные результаты. В работе Небеля подчеркивается тот факт, что спирали возникают в мейотических хромосомах перед фиксацией и что возникновение их обусловлено наличием в хромосомах более тонких, чем спирали, нитей, которые являются как бы стержнями, обложенными хроматином, растворимым в меньшей степени, чем основная масса хроматина. Очень совершенная методика исследования позволила автору получить прекрасные препараты — так, по крайней мере, можно заключить, судя по микрофотографиям, прилагаемым к работе. В мейотических унивалентных хромосомах Небель обнаружил четыре нити. Дважды изогнутой спирали, аналогичной описанной японскими авторами, Небель не наблюдал. Категорическое утверждение Небеля об изменениях направлений спирализации хромонем в отдельных плечах хромосом не получило в дальнейшем (Ивата — Iwata [32]) подтверждения. В своих дальнейших исследованиях в 1933 г. Небель изучает и спиральную структуру митотических хромосом.

Для обнаружения спиральной структуры митотических хромосом перед фиксацией корешки обрабатывали с 1/10% раствором аммиака, а затем 1/100 молярным раствором нитрата тория. Материал фиксировался различными фиксационными смесями, предложенными ранее самим автором. Изучая телофатические хромосомы митоза, автор пришел к заключению, что хромонемы в них. . .«are oriented as four spirals running in four columns parallel to one another and only slightly shoven into one another». . . (рис. 28, 29, 30 и 32 табл. III). В метафатических хромосомах митоза по Небелю имеется, следовательно, восемь нитей. Исследования Небеля по митозу стоят особняком от всех других, и данные этого автора о числе нитей в митотических хромосомах получили до настоящего времени подтверждение только в работах Гудспида (Goodspeed). Следует заметить, что непосредственно четырех нитей телофатических хромосом Небель не наблюдал. О наличии такого количества нитей автор заключает на основании анализа оптических сечений отдельных хроматид, восстанавливая затем «physical interpretation of optical image». . .

ТАБЛИЦА V (оригинальные рисунки) (PLATE V) (original drawings)

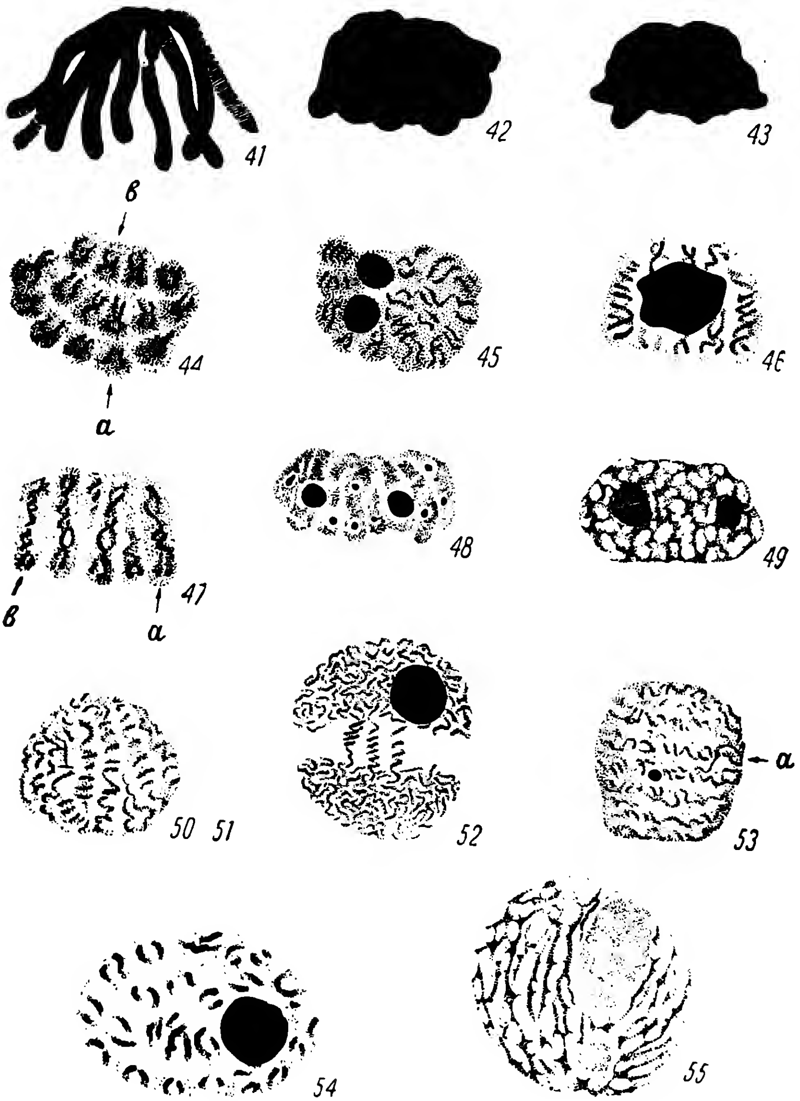


Рис. 41—55.

Митоз в корешках *Allium cepa.*

Рис. 41—43. Анафаза и телофатические ядра в корешках, проращенных в воде. Внутренних структур хромосом и телофатических ядер не видно. На этих рисунках можно видеть процесс сокращения хромосом в телофазе.

Рис. 44, 47, 51, 52, 54. Луковицы проращены в опилках. Материал фиксирован по Champy и окрашен генцианой-виолет.

Рис. 44—47. В телофазах видны внутренние структуры хромосом — парные обвивающиеся нити, которые вследствие сокращения постепенно образуют спирали.

Рис. 48. Тот же материал. Фиксации хромформолом и окраска железным гематоксилином. В телофатическом ядре хромонем не видно.

Рис. 49. Тот же материал фиксирован и окрашен ацето-кармином, при подогревании — вакуолизация.

Рис. 50—51. Спиральное расположение хромосом в телофатическом ядре. Рисунок сделан при одной установке микровинта.

Рис. 52. Раздавленное покоящееся ядро. Две части его соединяются спиральными хроматидами.

Рис. 53. Спиральное расположение хромосом в телофатическом ядре.

Ряд работ Коши (Koshy [39,40]) (рис. 28, 29 и 30 табл. III) по изучению структур митотических и мейотических хромосом представляет значительный интерес. Работы Коши тесно связаны с кругом исследований (Кауфмана, Шарпа, Телезинского), т. е. с теми авторами, которые вовсе не затрагивали вопросов, связанных с дважды изогнутыми хроматидами. Изучая twisting (т. е. перевивание) дочерних половинок хромосом в митозе, Коши пришел к следующему выводу: «It is observed that the twisting or coiling» (тут автор смешивает эти два, как уже отмечено ранее, совершенно различных термина. *Я. Э.*) «of the two chromonemata of each chromosome is in opposite direction in its two arms the point of reversal of direction corresponding to the attachement constriction of the chromosome». . .

Собственно спиральных структур мейотических хромосом Коши не исследовал, но структура хромосом во втором редукционном делении им описана вполне точно. Коши замечает, что они «do not differ from those in the somatic division in any data».

Этот автор, так же как и Тейлор, в анафатических хромосомах второго редукционного деления у *Allium* не наблюдал спиралей.

Концепция «double-coiled spiral», т. е. дважды изогнутой нити, Шинке (Shinke [79]) весьма остроумно применена для объяснения тех различий, которые имеются между хромосомами во втором редукционном делении у *Sagittaria*.

У этого объекта во втором редукционном делении иногда хромосомы резко отличаются от хромосом мейозиса — они более тонкие и длинные, а в других случаях хромосомы второго редукционного деления ничем не отличаются от хромосом первого редукционного деления. В хромосомах первого редукционного деления Шинке обнаружена дважды изогнутая спираль, а в хромосомах второго редукционного деления, в тех случаях, когда они удлинены и отличаются от мейотических хромосом, автором обнаружена только единично изогнутая спираль. Разделяя точку зрения Фуджи относительно причин, обусловливающих сильное сокращение мейотических хромосом, Шинке полагал, что в хромосомах второго редукционного деления, в тех случаях, когда они ничем не отличаются от хромосом мейотических, тоже должно происходить двойное сокращение нитей.

Подписи к рисункам табл. V (продолжение)

Рис. 54. Интерфатическое ядро с рыхло расположенными хроматидами — парно расположенные взаимнообвивающиеся нити.

Рис. 55. Покоящееся ядро из корешка луковицы, проращенной в воде — возникновение анастомоз между хромонемами.

Fig. 41—55.

Mitosis in root-tips of *Allium cepa*.

All original drawings were made by means of Abbe camera, with objective 2 mm, N. ap. 1.3 and okular 15 ×.

Fig. 41—43. Anaphase and two telophatic nuclei from root-tips grown in water. In these chromosomes and nucleus the structure of the chromosomes is not visible. The changes of chromosome during telophatic contraction may be seen.

Fig. 44—47, 51, 52—54.

The drawings were made from the root-tips of bulbs grown in moistened sawdust, fixed by means of Champy's mixture and stained with gentian-violett.

In all the telophatic nuclei from such root-tips the internal structure of the chromosome i. e. the paired twisting threads is visible. During the process of nucleus contraction at the telophase stage these threads gradually form spirals.

Fig. 48. The same material fixed in chrome-formol mixture and stained by means of iron haematoxylin. No internal chromosome structure is visible.

Fig. 49. The same material fixed and stained in aceto-carmine. Vacuoles and anastomoses are visible but no internal chromosomes structure in the telophatic nucleus.

Fig. 50—51. Spiral structures in interphatic nucleus.

Fig. 52. A crushed resting nucleus of a stained and fixed slide. Its two parts held together by spiral chromatids.

Fig. 53. Spiral structures of interphatic nucleus.

Fig. 54. Interphatic nucleus with loosely oriented chromatids.

Fig. 55. Resting nucleus from the root-tips of *Allium cepa* bulb grown in water. Within the nucleus anastomoses between chromonemes have formed.

ТАБЛИЦА VI (PLATE VI)

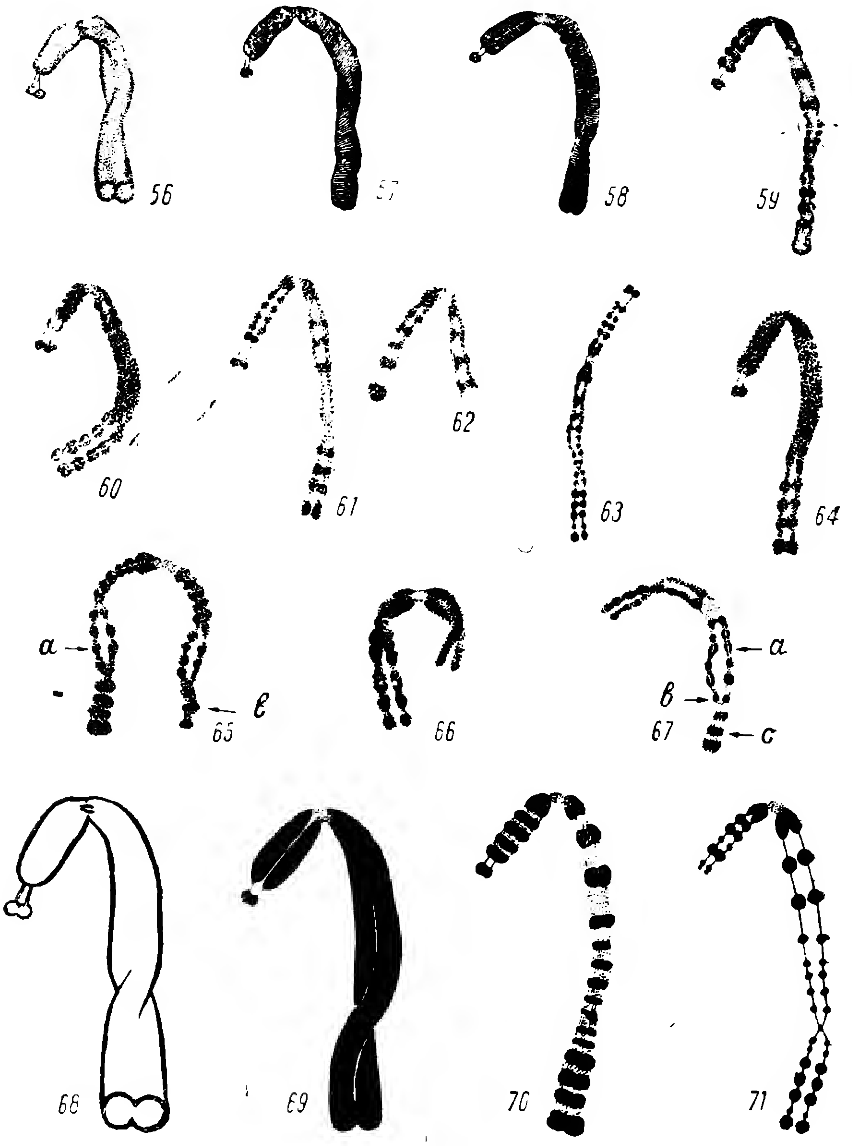


Рис. 56—71.

Рис. 56—64. Спутничная хромосома *Allium cepa*.

Рис. 56—58. Материал проращен в воде.

Рис. 56. Окраска «чехла» хромосомы.

Рис. 57—58. Окраска осевых участков хромосом, фиксация хромоформолом;

Рис. 59, 61—64. Хромомерное строение спутничной хромосомы *Allium cepa* в анафазе. Фиксация Champy, материал проращен в опилках, препараты окрашены генцианой-виолет.

Рис. 60. То же в метафазе.

Рис. 65—67. Три различные хромосомы *Allium cepa* из того же материала. На рис. 67 видно раздвоение метафатической хромосомы на две дочерних половинки (отмечено стрелками *b* и *c*) и раздвоение каждой из них на две нити (отмечено стрелкой *a*).

Рис. 68—71. Схема обнаружения структур спутничной хромосомы.

Рис. 68. — «Чехол».

Рис. 69. — «Осевые участки».

Рис. 70—71. Хромомерное строение.

Основываясь на том, что в хромонемах утолщенных хромосом второго редукционного деления у *Sagittaria* имеются «диски», Шинке и склонен двойным закручиванием нитей объяснить сильное сокращение хромосом второго редукционного деления. При этом «диски» расцениваются автором как структуры, свидетельствующие о наличии малых спиралей. В ряде сообщений Кувада и Кувада и Накамура [48,49,50] пытаются дать полное описание цикла хромонем в митозе и мейозисе в связи с учением о спиральной структуре хромосом.[1]

По данным Кувада и Накамура, в мейозисе в профазе имеются «two interlaced chromonema». При этом каждая из хромонем состоит из двух нитей, завитых в «single coiled spiral».

Рассматривая вопрос о возникновении double coiled spiral, т. е. о моменте вторичного закручивания хромонем, авторы приходят к выводу о том, что процесс этот наступает значительно позднее, чем свертывание нитей в первичные спирали. Впрочем, остается странным, почему именно Кувада в своих сообщениях о «Behaviour of chromonemata in mitosis», например, в V сообщении, оперирует все время только со структурой мейотических хромосом или, в лучшем случае, со структурой хромосом второго редукционного деления. Например, Кувада ([47], V, 310) пишет: «The two spiral secondarly formed on the spiral of the lower order are quite free from each other through their length but are twisted about each other as many times as the number of turns of the mother spirals or the spiral of the higher order».

Сокращение хромонем в мейозисе и образование двойных спиралей рассматривается автором как результат[1] внутренних особенностей самих хроматид. По данным Кувада, анафатические хромосомы мейозиса и митоза уже расщеплены и каждая из дочерних хромонем завита в самостоятельную спираль.

В работе Ивата (Iwata [32]) приводятся очень интересные данные о направлениях закручивания дочерних половинок мейотических метафатических хромосом у *Lilium*. Из 195 наблюдавшихся случаев в 44 хромосомные плечи закручиваются в одном направлении — слева направо; в 46 случаях оба плеча закручиваются в обратном направлении — справа налево; в 58 случаях плечи хромосом закручиваются в противоположные стороны и в 47 случаях или в одном из плеч или в обоих направление спирализации изменяется.

В работе Като (Kato [93]) тщательно изучено «Chromosome behaviour in the interkinesis». Задачей автора являлось исследование single — coiled spiral в интерфатических ядрах материнских клеток пыльцы *Tradescantia*.

---

[1] В этой серии работ авторами предпринято специальное исследование хромонем с помощью поляризационного микроскопа. Хотя результаты этого исследования и очень важны для концепции double coiled spiral, однако изложение их излишне, так как все эти данные основаны на недоразумении. . . Как теперь выяснено, этими авторами ошибочно определена дважды природа анизотропии, а следовательно, и остальные выводы этих авторов не могут быть приняты во внимание. См. Кюстер (Küster [53]).

Подписи к рисункам табл. VI (продолжение)

Fig. 56—71.

Fig. 56—64. Satellite chromosome of *Allium cepa*.

Fig. 56—58. The bulbs of *Allium cepa* were grown in water and the root-tips fixed by means of Nawaschin's (56, 57) and (58) Champy mixture. Metaphatic chromosomes.

Fig. 56. Staining of periphery of satellite chromosome «rinde».

Fig. 57. Staining of axial regions of satellite chromosome.

Fig. 58. The same, but the double nature of the chromatids is visible.

Fig. 59, 61—64. Chromomere structure of anaphatic satellite chromosomes.

The bulbs were grown in sawdust, the root-tips fixed by means of Champy's mixture and the slide stained with gentian-violet.

Fig. 60. The same chromosome at metaphase.

Fig. 65—67. Three other chromosomes of the same object. At the fig. 67 two doughter halves of metaphatic chromosome with chromomeres lying separately and closely together are visible (arrows *b* and *c*) and within each of the daughter halves also two threads may be discerned (arrow *a*).

Fig. 68—71. Scheme revealing the structure of satellite chromosome.

Основной вывод таков: нити, остающиеся от хромосом первого редукционного деления в интерфатических ядрах, завиты в малые спирали.

Совместная работа Като и Ивата [34] посвящена изучению двойной спирали у *Lilium*. Цикл хромонем в митозе и мейозисе, весьма близкий к тому, что описан рядом японских цитологов, в настоящее время принят Сакс Е. и Сакс К. (Sax H. and Sax K. [75]) и Дарлингтон (Darlington). В первой из указанных работ утверждается, что в митозе нити «are coiled at all stages» и в том числе и в покоящихся ядрах. Сокращение хромосом в мейозисе, укорачивание их, объясняется также наличием в них двойных спиралей. Весьма любопытно то объяснение причин конъюгации хромосом в профазах мейозиса, которое дано Е. Сакс и К. Сакс. По мнению этих авторов, в митозе конъюгация хромосом невозможна именно потому, что нити оказываются закрученными в спирали, что и делает невозможным соприкосновение гомологических локусов парных хромосом, а следовательно, и конъюгацию их. По Е. Сакс и К. Сакс, в митозе «coiling prevent any intimate association of homologous chromosomes». Только в ранних профазах мейозиса эти авторы допускают возможность полного распрямления хроматид — лептотеновых нитей. Поэтому гомологичные нити «relatively free from coil» и могут соединяться попарно своими гомологичными локусами.

Дарлингтон [9], пересмотрев свою прежнюю концепцию соотношения циклов хроматид в митозе и мейозисе и полностью приняв концепцию Фуджи о «double coiled spiral», изложил в ряде работ свои новейшие наблюдения (рис. 36—40 табл. IV).

Введенная этим автором терминология значительно удобнее, чем терминология японских авторов. Single coiled spiral, т. е. спираль с малыми завитками, Дарлингтоном названа «minor spiral», т. е. малая спираль (рис. 100 табл. XVI).

Сложные завитки вторичной спирали этим автором названы «major spiral», т. е. большая спираль.

Только ради желания сохранить историческую последовательность развития учения о спиральной структуре хромосом, терминология Дарлингтона не использована мною до настоящего времени. В дальнейшем я буду пользоваться только ею. Хотя основные моменты теории Фуджи и были приняты Дарлингтоном, однако по существу цикл хроматид в митозе и мейозисе у этого автора остается почти тем же, что и в его прежних исследованиях. Ранее, т. е. в 1933 г., Дарлингтон полагал, что в митозе, в телофатических и анафатических хромосомах, имеется только по одной нерасщепленной нити, которая расщепляется только в покоящихся ядрах перед началом нового деления. Расщепление это, по мнению Дарлингтона, отсутствует перед началом мейотического деления ядра в материнских клетках пыльцы, т. е. перед лептонемой. Этим Дарлингтон и объясняет диплоидное число нитей на стадии лептонемы. Приняв спиральное строение митотических хромосом, Дарлингтон не изменил своих взглядов, а скорее дополнил их в том отношении, что нить, опять-таки единичная, в телофатических и анафатических хромосомах располагается, по его мнению, спирально (рис. 36, 37, 38 табл. IV). Рассматривая вопрос о причинах, которые могли бы обусловить спирализацию хромонем, повести, в частности, к возникновению малых спиралей, автор выдвигает гипотезу о том, что сами по себе нити имеют сложное субмикроскопическое строение. По Дарлингтону нити состоят из молекул или, вернее, элементов более сложных, может быть даже мицелл, расположенных относительно друг друга по спирали.

Кроме того, те неправильные изгибы хромосом, которые можно наблюдать в покоящихся, а главным образом, в интерфатических ядрах и которые возникают как следствие «relaxation of a spiral of even smaller diameter» телофатических хромосом, Дарлингтон называет «relaxed spirals», т. е. остаточные, реликтовые спирали.

В работе 1936 г. Эпкот (Upcott), изучая деление генеративного ядра в пыльцевых трубках *Tulipa*, также обнаружила в хромосомах малые спирали. Таким образом, спиральная структура хромосом обнаружена и в хромосомах пыльцевых трубок (рис. 92 табл. X).

Рядом исследований Гудспид (Goodspeed) и его сотрудников, применивших любопытный метод «фиксации» материала, проведено изучение спиральных структур митотических и мейотических хромосом. Вместо фиксации материала какими-либо жидкостями, этими авторами материал убивается низкой температурой (жидкий воздух). Результаты, полученные при помощи этой методики, в основном совпадают с данными Небеля. Гудспид так же, как и Небель, пришел к тому выводу, что в метафатических хромосомах митоза имеется восемь нитей и, следовательно, по четыре нити в каждой из унивалентных хромосом в анафазах.

Нейсзени (Naithani [65]) также исследовал спиральную структуру хромосом в митозе. Этим автором тоже обнаружены по две спирали в анафатических хромосомах. При этом автор находит, что «so called chromomeres are in the case optical image of the finely coiled spiral».

Итак, в отношении строения митотических и мейотических хромосом в настоящее время все авторы сходятся в одном, что и в хромосомах митоза и в хромосомах мейозиса имеются спирально завитые хромонемы. Всеми авторами признается, что в митотических хромосомах можно тем или иным способом обнаружить малые спирали, а в мейотических хромосомах большие и малые спирали одновременно. Как бы ни были различны те циклы хроматид, которые в митозе и мейозисе описываются различными авторами, сам факт наличия спиралей (малых спиралей в митозе и малых и больших в мейозисе) не вызывает разногласий.

Если Дарлингтон находит в анафатических хромосомах одну нить, Кувада, Сакс две нити, а Небель и Гудспид четыре нити, то все авторы полагают, что сами по себе нити закручены в спирали.

Можно указать только одну работу последнего времени по исследованию спиральной структуры хромосом, в которой очень осторожно рассматривается вопрос о малых спиралях мейотических хромосом.

Такой работой является прекрасное исследование структуры мейотических хромосом, предпринятое Гёскинс и Смис [30]. В поздних профазах и метафазах мейозиса авторами обнаружено по четыре нити в каждой из унивалентных хромосом. Дарлингтону наличие четырех нитей кажется совершенно невероятным и по этому поводу он высказывается в том смысле, что наличие «третичного» расщепления невозможно уже потому, что оно должно «cut across the minor spiral». Как и Шинке в 1930 г., Гёскинс и Смис наблюдали в одной из клеток хромосому, застрявшую на экваторе в течение анафатического расхождения хромосом.

В подобном «chromosome bridge» эти авторы не обнаружили, однако, той малой спирали, о которой писал Шинке. Наоборот, Гёскинсом и Смисом совершенно отчетливо в такой хромосоме изображены парные хромомеры, а не малая спираль. Многочисленными исследованиями мейозиса у асинаптических растений Гёскинс и его сотрудниками обнаружена двойственность лептотеновых нитей — в особенности же концов их. Это открытие объясняет наличие в мейотических унивалентных хромосомах четырех нитей. Повидимому, этим именно исследованиям, суждено окончательно упрочить уже и ранее приводившиеся данные о двойственности лептотеновых нитей. Указание на то, что лептотеневые нити двойственны, не ново. Так, например, Кауфман [36], исследуя структуру телофатических хромосом премейотических делений, вновь поставил вопрос о двойственности лептотеновых нитей. Ранее исследования двойственности телофатических хромосом премейозиса интересовали авторов в связи с решением вопроса о способе конъюгации хромосом — end-to-end или side-by-side.

В настоящее время в этом отношении вопрос совершенно ясен, и двойственность телофатических хромосом премейозиса интересна в связи с выяснением цикла хроматид в мейозисе. Непосредственно двойственность лептотеновых нитей наблюдали Смис (Smith, F. [85]) и Коши (Koshi [40]).

Даже для мейозиса у *Drosophila* Кенò и Навиль (Cuénot and Naville [23]) описана двойственность лептотеновых нитей; впрочем, данные именно этих авторов внушают некоторые сомнения и нужно думать, что они в значительной степени навеяны указаниями генетиков на то, что перед конъюгацией хромосом имеется в каждой из хромосом по два гена (Бриджес — Bridges [6] и Мёллер — Muller [64]). Гёскинс и Смис допускают, что лептотеновые нити потенциально двойственны, хотя двойственность их не во всех случаях оказывается возможным обнаружить.

В противоположность воззрениям Дарлингтона эти авторы если и признают «маскировку» расщепления хромосом перед мейозисом, то нисколько не сомневаются в двойственности анафатических хромосом в митозе.

Гоар (Hoare [26]) в 1934 г. приводит цикл хромонем в митозе и мейозисе. Исходя из того, что в профазах митоза хромосомы состоят из четырех нитей, автор рассматривает цикл хроматид в мейозисе следующим образом. По его мнению, расщепление каждой из хромосом митоза на четыре хроматиды замещается «by an earlier pairing of whole homologous chromosomes».

Об этой работе следует упомянуть именно в связи с данными Гёскинс и Смис [30]. Тот факт, что в каждой из унивалентных хромосом мейозиса обнаружено четыре нити, т. е. в биваленте всего восемь нитей, а не четыре, как полагал Гоар, целиком нарушает все его теоретические построения. В настоящее время наличие в анафатических хромосомах мейозиса четырех нитей известно для нескольких объектов: *Trillium erectum* — Гёскинс и Смис [30], *Tradescantia* — Небель [69], *Rhoeo discolor* — Элленгорн [14].

Ко всему изложенному остается добавить, что спиральная структура митотических хромосом, излагаемая в учебниках и сводках по цитологии, казалось бы едва ли вообще может быть подвергнута критическому пересмотру. Но если в отношении спиральной структуры митотических хромосом есть яростные приверженцы ее, желающие видеть только спирали, и если даже почти все авторы, составляющие сводки по митозу, без сомнений и сожалений отбрасывают все не относящееся к «спиралям», то все же тщательное изучение структур митотических хромосом показывает, что вопрос о малых спиралях в митозе требует серьезного изучения и не может считаться решенным.

III. Структуры хромосом и методика исследования их

А. Морфология хромосом

Структура метафатических хромосом, если принимать во внимание только первичные и вторичные расчленения их, может считаться хорошо изученной. После ряда работ русских авторов (С. Г. Навашина и его учеников) окончательно установлено, что хромосомы расчленяются в определенных местах особыми перетяжками.

Первичными или кинетическими перетяжками названы те места, в которых к хромосомам, в их несколько утонченных участках, прикрепляются нити ахроматинового веретена. Исследования С. Г. Навашина, а также и Г. А. Левитского, показали, что кинетические перетяжки разделяют тело хромосомы на два плеча. Размеры этих плеч могут быть различны. Положение кинетической перетяжки в хромосоме является критерием первичного расчленения хромосом. Кроме первичных расчленений — кинетических перетяжек — имеются и вторичные расчленения хромосом. Последние относятся уже к расчленению отдельных плеч на более мелкие сегменты. Вторичное расчленение хромосом, как известно, обусловлено тем, что в некоторых случаях плечи хромосом не являются сплошь хроматиновыми. Зачастую, в определенных участках плеч, оказываются места, неокрашивающиеся ядерными красками (конечно, при соответствующей методике). Эти именно некрасящиеся участки и получили название вторичных, или ахроматиновых, или акинетических перетяжек.

Все эти вопросы мною излагаются очень сжато, потому что они разобраны в специальном монографическом исследовании Г. А. Левитского [53]. Насколько важно было установить общий принцип «двуплечести» хромосом, можно иллюстрировать одним только примером с *Najas*. Черноярoв (Tschernoyarow [90]), детально изучивший хромосомы этого растения, описал структуру одной хромосомы, которая, по мнению Г. А. Левитского, не удовлетворяла требованиям принципа «двуплечести» хромосом. По Черноярову, одна из хромосом на проксимальном конце имеет спутник очень значительных размеров. Спутник этот к проксимальному концу хромосомы прикрепляется нитью. С точки зрения Г. А. Левитского нить этого спутника, конечно, не могла рассматриваться как кинетическая перетяжка. Принцип «двуплечести» хромосом, казалось, не подтверждается указанным примером. Применение специальной методики, предложенной Г. А. Левитским для исследования морфологии хромосом, позволило обнаружить кинетическую перетяжку и у этой хромосомы. Оказалось, что нить спутника прикрепляется не непосредственно к проксимальному концу хромосомы, а к маленькому тельцу, расположенному между нитью и проксимальным концом этой хромосомы. Иными словами, Г. А. Левитским и у этой хромосомы обнаружено было два плеча: одно — представленное большим цилиндрическим сегментом, а другое — маленьким шариком с прикрепленным к нему спутником.

Уже С. Г. Навашиным [67,68] было показано, что хромосомы состоят из двух морфологически и гистохимически различных элементов: серединной или осевой части и периферической или «чехла». По методике, предложенной Г. А. Левитским, осевые части хромосом удается наиболее совершенно обнаружить при фиксации материала жидкостями, не содержащими уксусной кислоты, например, смесями хромовой кислоты с формалином, смесью четыреххлористой платины с формалином и др. В материале, фиксированном указанным способом, при окраске препаратов железным гематоксилином, окрашиваются только осевые части хромосом, а чехлы их не окрашиваются. В ряде случаев именно это и позволяет обнаружить как первичные, так и вторичные перетяжки и тем самым обнаружить морфологию хромосом. Расчленение хромосом первичными и вторичными перетяжками может маскироваться в тех случаях, когда окрашивается чехол. Методика, позволяющая обнаружить первичные и вторичные расчленения плеч хромосом, не вскрывает, однако, какихлибо черт внутренней организации осевых частей хромосом.

Конечно, в ряде случаев, характеризуя то или иное плечо, возможно бывает указать, например, на наличие спутников, но все же при исследовании морфологии хромосом в основном приходится оперировать с отдельными отрезками хромосомных плеч или с целыми плечами — элементами относительно крупными и, надо думать, сложно организованными.

А если это так, то возможность обнаружения более тонких внутренних структур хромосомных плеч, изучение этих структур, еще не использованных, для морфологической характеристики хромосом позволило бы, быть может, расширить и значение цито-генетических исследований.

Путь, по которому может и должно развиваться учение о тонком строении хромосом ясен. По этому поводу я позволю себе привести цитату из работы Н. К. Кольцова 1936 г. «Я полагаю, однако, — пишет Н. К. Кольцов, — что открытие Пайнтера может быть перенесено и на другие объекты и прежде всего на овоциты и сперматоциты самых различных организмов — например кузнечиков. . . или лилейных растений».

Такой вывод Н. К. Кольцов делает на основании того, что диски в хромосомах слюнных желез им рассматриваются как структуры, возникающие в результате слияния ряда одинаковых хромомеров (по ширине хромосомы). Не следует, однако, слишком переоценивать те возможности, которые имеются в отношении перенесения и распространения данных Пайнтер на все объекты вообще. Ведь едва ли окажется возможным обнаружить такое количество индивидуальных локусов в мейотических профатических хромосомах у *Drosophila*, как в хромосомах слюнных желез. Колоссальное увеличение хромосом в ядрах клеток слюнных желез позволяет превзойти наши возможности в отношении разрешающей силы микроскопа — именно за счет увеличения размеров хромосом, за счет «разрастания структур», по крайней мере, в 100 раз. Следовательно, даже в мейотических хромосомах таких объектов, как лилейные, едва ли окажется возможным обнаружить локусы, аналогичные тем, которые при увеличении размеров хромосом видны в ядрах слюнных желез. Даже и учитывая тот факт, что хромомеры, составляющие диски хромосом слюнных желез во много раз более мелкие (вернее, что они соответствуют значительно более элементарным локусам), чем хромомеры, видимые в мейозисе, расположение хромомеров в мейотических и митотических хромосомах должно все же быть изучено. Хромомеры, являясь структурными элементами более тонкими, чем первичные и вторичные расчленения хромосом, могут, несомненно, послужить базой для составления более точных морфологических характеристик хромосом, которые, по всей вероятности, смогут оказать для генетических исследований услуги первостепенной важности.

В. Некоторые замечания по вопросу о методике исследования внутренних структур хромосом в митозе

По моим исследованиям 1934 г. в хромонемах, т. е. в тех хроматиновых тяжах, что находятся внутри хромосом, имеются более тонкие белковые нити, которые и являются морфологически непрерывными элементами хромосом.

Указания на то, что в «покоящихся» ядрах имеются нити, приводились неоднократно. П. И. Живаго в 1927 г. высказал предположение о том, что морфологически непрерывными нитями являются «ахроматиновые» или «лининовые» остовы хромосом. Годом позднее Н. К. Кольцов предсказал наличие в хромосомах именно белковых нитей. В работе 1934 г. хромомеры мною рассматривались как те центры, с которых в профазах и начинается покрывание белковых нитей хроматином.

В течение профазы нити все более и более покрываются хроматином, отдельные хромомеры, увеличиваясь в размерах, сливаются между собою, и возникающие хромонемы, обычно, имеют более или менее ровные очертания.

Несомненно вообще, что в профазах митоза наступает значительное сокращение хромосом. Механизм этого сокращения неясен. Судя по структуре анафатических хромосом в митозе сокращение никак не может обусловливаться спирализацией хромонем. В настоящее время такое заключение о механизме сокращения хромосом может показаться странным. На этом именно вопросе я остановлюсь подробнее в дальнейшем и надеюсь, что замечание, сделанное мною о сокращении хромосом в профазах митоза без спирализации хромонем, будет достаточно обоснованным.

Соображения по поводу механизма сокращения хромосом, т. е. укорачивание хромонем в митозе без спирализации, заимствовано мною у Беллинга. В мейозисе, по данным этого автора, сокращение хроматид идет двумя путями: на ранних стадиях нити просто укорачиваются, а затем уже закручиваются в спирали. Сделанное мною допущение относительно механизма сокращения хромосом в митозе заключается в том, что в митозе, как правило, только и возможен первый из способов сокращения хромосом. Критическим моментом такого допущения является структура анафатических хромосом — есть в них спирали или нет. . . Если спиралей в анафатических хромосомах нет, несмотря на все попытки доказать существование их в этой стадии, то, конечно, сокращение хромосом без спирализации в митозе возможно. По приведенным в работе рисункам (59—67 табл. VI) можно вполне определенно заключить, что спиралей в анафатических хромосомах обнаружить не удалось. Предварительное решение вопроса о способе сокращения хроматид в процессе митоза имеет исключительно важное значение. Ведь если бы в осевых частях митотических хромосом «скелетные» нити были бы расположены в виде спиралей, то едва ли возможно было бы исследовать те хромомеры, которые при изучении внутренней структуры осевых частей хромосом должны являться основой морфологической характеристики их. Едва ли возможно было бы исследовать порядок расположения хромомеров на тех спирально закрученных нитях, которые якобы имеются внутри митотических хромосом. Если сокращение хромонем приводит к сближению отдельных хромомеров, а все возрастающее количество хроматина, обволакивающее начальные центры конденсации его на белковых нитях, совершенно сглаживает бусовидную структуру нитей, то возможно ли в осевых частях хромосом, т. е. хромонемах, максимально укоротившихся и покрытых значительным слоем хроматина, обнаружить хромомеры?

Иными словами, возможно ли в готовых метафатических хромосомах обнаружить тем или иным путем первичные центры конденсации хроматина?

Конечно, сокращение, которому в процессе митоза подвергаются хромонемы, не является благоприятным условием для обнаружения начальных центров конденсации хроматина. В такой же мере неблагоприятным обстоятельством является и возрастающее количество хроматина в метафатических хромосомах. На рис. 91, табл. IX изображены схематично изменения хромонем, происходящие в связи с «ростом» хромомеров в профазах и сокращением самих нитей. От более ранних стадий профаз к более поздним происходит сокращение хромонем.

Как следствие этого имеет место сближение отдельных хромомеров (рис. 91*a* — 91*b* табл. IX).

Затем, вследствие продолжающегося отложения хроматина на нитях, отдельные хромомеры, увеличиваясь в размерах, сливаются между собою (рис. 91*c* табл. IX).

Последующие отложения хроматина и укорочение хромонем приводят к тому, что очертания хромосом становятся более ровными (рис. 91*d* табл. IX).

Однако «ранние» и «поздние» отложения хроматина все же отличны. На рис. 91*e* табл. IX, эти отличия их обозначены различной тушовкой.

ТАБЛИЦА VII (PLATE VII)

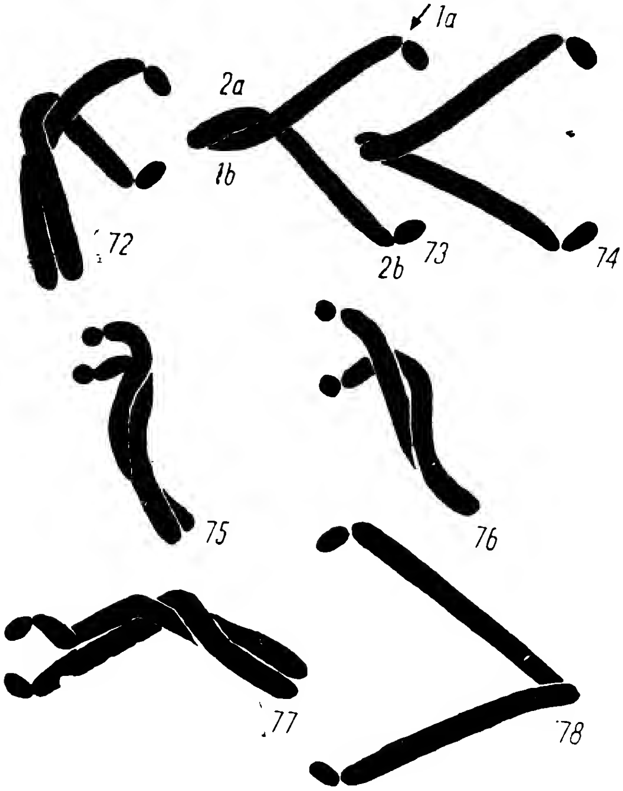


Рис. 72—78.

Метакинез в митозах в корешке *Fritillaria Raddeana.*

Fig. 72—78.

Metakinesis at mitosis in root-tips of *Fritillaria Raddeana.*

Если действительно первичные слои хроматина, отложившиеся на белковых нитях, отличны в каком-либо отношении от последующих, то весьма вероятна и возможность обнаружения хромомеров в митотических хромосомах.

Конечно, «первичные» отложения хроматина отличаются от «вторичных» слоев хроматина не более, чем, например, хроматин спиралей мейотических хромосом отличается от остального хроматина их.

Отличия «первично» отложенного хроматина от «вторично» отложенного несомненно имеются. Об этом можно заключить хотя бы потому, что и для растительных организмов и для животных многими авторами описывались хромомеры в метафатических хромосомах.

Явление это хорошо известно и приводится почти во всех более или менее тщательных исследованиях митоза.

Хромомеры являются несомненно элементами значительно более мелкими, чем продукты вторичного расчленения хромосом. Впрочем в понимании Белар [2a] хромомеры имеют несколько иное значение. Этот автор всякое вообще расчленение хромосом рассматривает как хромомерное строение их. Казалось бы, что хромомеры можно проще всего исследовать в профазах мейозиса. Литературных данных о хромомерах в мейозисе имеется очень много. Но обычно это только указания на то, что хромомеры в мейозисе у того или иного объекта автором обнаружены; иногда приводятся даже изображения отдельных участков профатических хромосом с расположенными на них хромомерами. По этому поводу следует отметить только основную литературу: работы Беллинг (Belling [3]), Макклинток (McClintock [61]), Гёскинс и Смис (Huskins and Smith [30]), а из старых работ — Венрич (Wenrich [94]).

ТАБЛИЦА VIII (PLATE VIII)

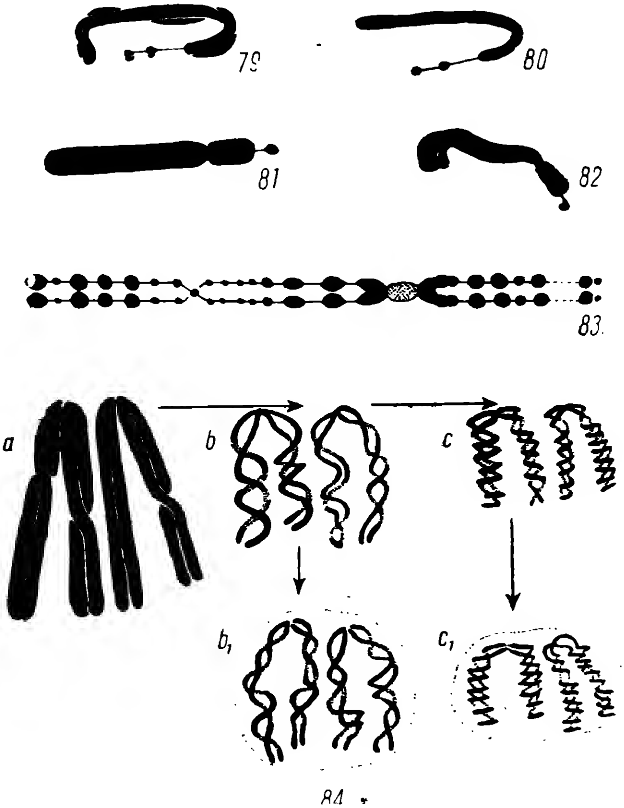


Рис. 79—84.

Рис. 79—80. Спутничные хромосомы *Allium cepa* по Taylor, 1929.

Рис. 81—82. То же по Кривенко, 1936.

Рис. 83. Схема расположения хромомеров в спутничной хромосоме *Allium cepa*, обнаруженная автором.

Рис. 84. Схема возникновения спиральных структур при телофатическом сжатии хромосом и прогрессирующем растворении хроматина.

Fig. 79—84.

Fig. 79—80. Satellite chromosome in root-tips at mitosis of *Allium cepa*. After Taylor, 1929.

Fig. 81—82. The same after Kriwenko, 1936.

Fig. 83. Arrangement of chromomere pairs in satellite chromosome of *Allium cepa* represented diagrammatically.

Fig. 84. Scheme of spiralisation of the chromatids during telophatic contraction of the mitotic nucleus.

Конечно, именно Беллинг приводит в своих работах наиболее существенные данные о хромомерах в мейозисе. Исключительно важным фактом, установленным Беллингом, является, несомненно, открытое им сокращение хроматид в мейозисе.

ТАБЛИЦА IX (PLATE IX)

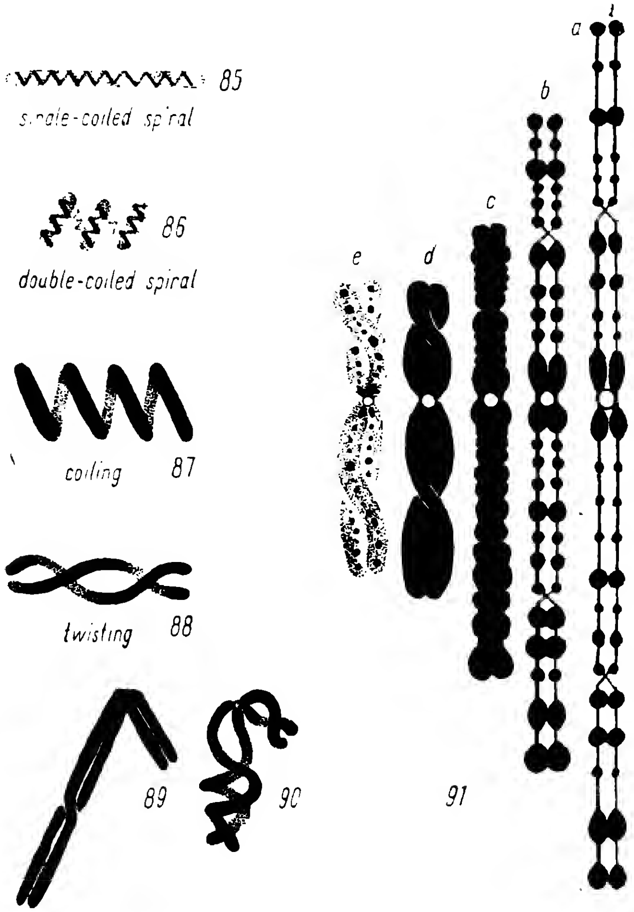


Рис. 85—91:

Рис. 85. Схема «single-coiled spiral».
Рис. 86. Схема «double-coiled sripal».
Рис. 87. Схема «coiling».
Рис. 88. Схема «twisting».
Рис. 89—90. Возникновение спиралей в телофазах (схема).
Рис. 91. Цикл хроматид между профазой и анафазой.

a — ранняя профаза митоза. *b* — профатическое укорочение хроматид и сближение хромомеров. *d* — метафаза — слияние хромомеров за счет увеличения конденсированного ими хроматина. *e* — метафаза с дифференциацией «первично-отложенного» (черные участки) и «вторично-отложенного» хроматина.

Fig. 85—91:

Fig. 85. «Single-coiled spiral» (scheme).
Fig. 86. «Double-coiled spiral» (scheme).
Fig. 87. Coiling of chromatids (scheme).
Fig. 88. Twisting of chromatids (scheme).
Fig. 89—90. The beginning of coiling during telophatic contraction of the mitotic nucleus;
Fig. 91. Evolution of chromomeres and chromonemes at mitosis represented diagrammatically;

a — earlier prophase. *b* — chromonemes contraction during prophase (without coiling). *c* — chromoneme contraction and overgrowing of chromomeres with chromation leading to the fusion of some of them. *d* — axial region of somatic chromosome at metaphase. *e* — differences between the «primary» and the «secondary» chromatin depositions with in the «axial region of chromosomes» at mitosis.

Те факты, на основании которых Беллинг сделал этот вывод, столь очевидны, что остается только удивляться тому, что всеми авторами данные этого автора совершенно игнорируются. Беллинг обнаружил, что «. . .contraction of the chromonema in Lilium, without zigzagging, is to one third of its original length. . . the rest of the contraction (which reaches to one tenth) can be accounted for by zigzagging. . .»

Установить тот факт, что на $^1/_3$ хромонемы в профазах мейозиса могут сокращаться без спирализации, оказалось возможным, измеряя расстояние между хромомерами на различных стадиях мейозиса. Судя по той схеме, что Беллингом приведена в его работе 1928 г., можно заключить, что термином zigzagging автор обозначил спирализацию хромонем. Однако никому из авторов не удалось в мейозисе изучить расположение хромомеров на всем протяжении хромосом. Расположение профатических хромосом в ядрах не дает возможности исследовать отдельные хромосомы на всем их протяжении, сохраняя при этом тонкие структуры их, т. е. хромомеры. Макклинток при исследовании мейотических хромосом *Zea mays* удалось добиться изумительных результатов в отношении изучения отдельных профатических хромосом. Однако методика Макклинток не позволяет, обычно, сохранить все тонкости строения профатических мейотических хромосом. Только для отдельных участков хромосом *Zea mays* Макклинток указываются характерные хромомеры.

В литературе имеются многочисленные изображения хромомер и в метафатических хромосомах.

Обычно при этом расположение хромомеров и характерные особенности отдельных хромомеров не изучаются, а просто констатируется только наличие хромомеров. В работе 1929 г. Гейтлера (Geitler [20]) для хромосом *Crepis capillaris* указываются даже определенные, характерные для каждой из хромосом, хромомеры (рис. 31 табл. III). Впрочем, впоследствии Гейтлер [21], также примкнувший к той точке зрения, что в соматических хромосомах имеются малые спирали, должен, повидимому, истолковать наблюдаемые им ранее хромомеры как обороты спиралей. Иное толкование было бы невероятным — как же возможно говорить о двух параллельно друг другу расположенных хроматидах с хромомерами на каждой из них, когда по новейшей концепции автора в митозе хромонемы закручены в хромосомах спирально и спирали эти только «. . .vielleicht doppelt. . .». . .

Следует подчеркнуть, что до настоящего времени внутреннее строение осевых частей хромосом, т. е. те хромомеры, которые могут быть в них обнаружены, никем еще не использованы для точной морфологической характеристики «типичных» митотических хромосом.

Причина того, что хромомеры до сих пор еще не использованы для получения точных морфологических характеристик хромосом, повидимому, заключается в том, что обнаружение их представляет некоторые трудности.

Нужно полагать, что трудности эти заключаются не только в том, чтобы изготовить соответствующие препараты, использовав для этих целей ту или иную методику фиксации и окраски.

Дело, повидимому, не ограничивается только гисто-химической стороной вопроса. Основная трудность заключается в том, чтобы исследуемый материал перед фиксацией был бы в таком состоянии, чтобы при обработке его соответствующим путем получались бы нужные картины.

Если предфиксационная обработка материала при исследовании спиральных структур мейотических хромосом решает дело, то нужно думать, что и в данном случае только лишь подбором фиксационной смеси и окрашивания нельзя надеяться всегда получать морфологические отличия между первичными и вторичными отложениями хроматина в митотических хромосомах.

Успехи в изучении спиральной структуры мейотических хромосом столь велики, что резонно попытаться применить методику растворения хроматина и при изучении митотических хромосом. Такие попытки, как уже указано, и делались, например, Небель. Полученные данные все же не вполне убедительны; выше уже указаны все те противоречия, которые имеются в отношении числа нитей в митотических хромосомах. Да и сама по себе предфиксационная обработка корешков, по сравнению с предфиксационной обработкой материнских клеток пыльцы, все же значительно менее надежна. Не исключена, по моему, возможность, что результаты, получаемые вследствие предфиксационной обработки материала, могут быть достигнуты и другим путем.

В самом деле, что же именно является определяющим моментом при получении спиральных структур хромосом в мейозисе: только ли предфиксационная обработка материала сама по себе, или же и свойства самих хромосом? Очевидно, что предфиксационной обработкой хромосом материнских клеток пыльцы мы можем подчеркнуть, проявить более отчетливо особенности, которые свойственны определенным слоям хроматина мейотических хромосом.

Выражаясь принятым термином, предфиксационной обработкой материала мы «растворяем» хроматин. Конечно, растворения, как такового, может и не быть, но разжижение хроматина вполне вероятно. Кроме того, разжижение хроматина оказывается характерным для определенных элементов хромосом.

Так, например, при действии паров аммиака на материнские клетки пыльцы хроматин не просто растворяется с поверхности хромосом. Ведь в результате воздействия паров аммиака в мейотических хромосомах удается обнаружить спирали. Следовательно, хромосомы, «растворяясь», не становятся просто более тонкими. «Первичные» отложения хроматина, которые и составляют спиральные хроматиды, растворяются не так легко, как «вторичные» отложения хроматина, составляющие основную массу мейотических хромосом.

Рассматривая хромомеры как первичные центры конденсации хроматина на «скелетных» нитях, следует полагать, что «возрастные» особенности, т. е. различия между «первично» и «вторично» отложенным хроматином, сохраняются в митозе в осевых частях хромосом и после сокращения хромонем в профазах. Конечно, если осевые участки тела хромосом рассматривать просто как глыбку хроматина, как тело морфологически элементарное, не имеющее внутренней организации, то, разумеется, нет никаких оснований допустить, что структуры, характерные для отдельных этапов развития их, могут «сохраняться» или, вернее, отражаться и на внутренней структуре готовых митотических хромосом, т. е. метафатических и анафатических. Однако, и сами по себе факты, которыми мы уже располагаем в отношении внутренней структуры мейотических хромосом, а также и общий ход рассуждений несомненно решают вопрос о сохранении «исторически» возникающих структур, т. е. о сохранении различий между «первично» отложенным хроматином и хроматином, который отложился на более поздних стадиях, в положительном смысле. А раз так, то обнаружение внутренней организации хромосомных плеч, а не только расчленения хромосом первичными и вторичными перетяжками, возможно. И эти, более тонкие черты внутренней организации хромосом, характеризующие ранние этапы развития их, отражают способность отдельных участков нитей активно конденсировать хроматин.

Мне представляется все же, что в данном случае важно вскрыть «исторически» характерные особенности хромосом и показать тем самым индивидуальные свойства морфологически непрерывных нитей — «скелетов» хромосом — не только в одной какой-либо стадии митоза, а в более широких пределах. Чем же, однако, обусловлена, например, такая особенность «первично» отложенного хроматина мейотических хромосом, как меньшая «растворимость» его, по сравнению с растворимостью остального, позднее отложившегося хроматина? Судя хотя бы по тому, что «первично» отложенный хроматин, т. е. хромонемы, не только менее растворимы, но и окрашиваются сильнее, чем вторично отложенный хроматин, можно заключить, что хроматин «первичных отложений более густ». Многие авторы различают в хромосоме два вещества: «achromatic substance», т. е. слабо окрашивающийся ядерными красками хроматин, и «chromatic substance». Эти термины, а, следовательно, и понятия, по моему мнению, крайне неудачны.

В самом деле, что же получается: «achromatische Substanz des Chromatins», т. е. неокрашивающееся вещество окрашивающегося вещества. Или, что еще хуже, «achromatische Euchromatin» (Хейтц, Heitz [24]), т. е. неокрашивающееся собственно красящееся вещество. Замечу кстати, что Хейтц вообще отрицает возможность наличия в хромосомах в качестве скелетных элементов белковых нитей. Хейтц полагает, что мои данные в этом отношении ошибочны и что белковых нитей вообще нет. Он даже пишет: «alles in der Chromosome ist Chromatin». Но в то же время Хейтц цитирует работу Шафштейна (Schaffstein [76]), в которой автор (так же, как и я для мейотических хромосом *Stenobothrus*) обнаружил, что в профазах мейозиса хромомеры у *Fritillaria* соединены между собой не хроматиновыми нитями. Хейтц просто или не разобрался в данных, которые приведены Шафштейном, или в тех, что приведены мною. Если Хейтц полагает, что нити, соединяющие хромомеры в профазах мейозиса у *Stenobothrus*, все же должны окрашиваться по Feulgen, то почему же, по данным самого автора, промежутки между дисками в хромосомах слюнных желез *Bibio*, т. е., по его терминологии, «achromatisches Euchromatin. . .», не дают положительной реакции по Feulgen. Уж раз это Euchromatin, да и вообще, если «alles in der Chromosome ist Chromatin», то, казалось бы, вся хромосома целиком и должна окрашиваться по Feulgen. С точки зрения Хейтца, факт этот парадоксален. Но еще в 1934 г. мною было показано, что и Euchromatin и Heterochromatin одинаково дают положительную реакцию по Feulgen, а белковые нити, заключенные внутри хромосом и под действием низкой температуры обнажающиеся при стекании с них хроматина, не дают положительной реакции по Feulgen. Н. К. Кольцов [37], на основании теоретических соображений, высказал предположение о том, что остовами хромосом должны являться белковые нити. Мною эти нити были исследованы в митозе у *Hordeum vulgare* и в мейозисе у *Stenobothrus*.

В 1935 г. структура хромосом слюнных желез описана Н. К. Кольцовым следующим образом: вдоль хромосом идет ряд белковых нитей — тех же, что имеются и в обычных хромосомах, но в большем числе и значительно удлинившихся, а поперек хромосом расположены диски, образующиеся в результате слияния хроматиновых хромомер, которые присущи данным нитям. Такое строение хромосом, вопреки Хейтц, делает вполне очевидным, почему же не окрашиваются промежутки между дисками. Если Хейтц не верит в то, что в хромосомах все же можно обнаружить белковые нити, то лучшим и очень простым доказательством может служить реакция на белок, проведенная хотя бы, например, на хромосомах слюнных желез личинки мотыля. Не решаюсь утверждать, можно ли в данном случае, с точки зрения Хейтц, рассматривать слабо окрашивающиеся участки хромосом как Euchromatin, а сильнее окрашивающиеся участки, т. е. спирали как Heterochromatin. Впрочем, это не имеет существенного значения, так как и Euchromatin и Heterochromatin одинаково хорошо окрашиваются по Feulgen. Гораздо важнее то, что, по реакции Feulgen можно с несомненностью заключить, что и хроматин, составляющий хромонемы, и основная масса хроматина в химическом отношении являются одним и тем веществом, конечно, если критерием служит только реакция Feulgen. Одинаковая окрашиваемость хромонем и основной массы хроматина (matrix, по терминологии некоторых авторов) по Feulgen установлена Шинке и Шигенага (Shinke N. and Shigenaga M. [80]).

Следовательно, отличия между первично отложенным хроматином и вторично отложенным — физического порядка, о чем и свидетельствует их различная адсорбционная способность по отношению к ряду анилиновых ядерных красок. Объяснение таких различий заключается, с моей точки зрения, в том, что первично отложенный хроматин, будучи расположен вокруг элемента, активно конденсирующего, т. е. вокруг белковой нити, более желатинирован, чем более удаленный от нее вторично отложенный хроматин. Уже из того, что процесс конденсации хроматина все же не ограничивается отложением только двух порций хроматина — «первичного» и «вторичного» — следует, разумеется, заключить, что деление хроматина на два резко ограниченных слоя совершенно условно и допустимо только с той оговоркой, что более близкие к белковым нитям слои хроматина могут отличаться от более отдаленных слоев. В заключение всех вышеприведенных рассуждений можно сказать, что обнаружение внутренней структуры хромосомных плеч, более тонких, чем расчленение плеч вторичными перетяжками, должно быть связано с обнаружением морфологических отличий между первичными и вторичными отложениями хроматина в уже готовых хромосомах, т. е. в мета- или анафазе. При определенной степени различия первичных отложений от вторичных, что можно утверждать a priori, в хромосомах должны быть обнаружены хромомеры, как структуры, связанные со способом отложения хроматина на нитях в ранних профазах, когда хроматин окутывает нити еще не сплошь, а только в определенных участках их. Из опыта, который имеется в отношении исследования морфологии хромосом, ясно, что ни та или иная фиксация материала, ни окраска препарата каким-либо красителем не позволяют еще с уверенностью надеяться на успех в обнаружении внутренних структур осевых частей хромосом, т. е. морфологические отличия между хроматином первичного отложения и вторичного не проявляются при этом. Уже работами Кувада [45], Небеля [69], Гёскинс и Смис [30] и Оура [72] намечен тот путь, по которому развивается техника исследования внутренних структур хромосом; искусственное изменение материала перед фиксацией, растворение хроматина дает в этом отношении наиболее совершенные результаты. Пробуя применить предфиксационную обработку материала, предложенную Небелем ([70], IV) для обнаружения внутренних структур митотических хромосом, я не получил результатов, вполне меня удовлетворивших.

На основании всего вышеизложенного относительно состояния хроматина в осевых частях хромосом я пришел к убеждению, что и без предфиксационной обработки материала можно достигнуть резких морфологических различий между первично и вторично отложенным хроматином. Условия произрастания материала могут, конечно, в той или иной степени способствовать более или менее резкому проявлению различий между первичными и вторичными слоями хроматина. Существенным фактором культуры подопытных растений являются, по моему мнению, условия, которые могут влиять на изменение степени желатинизации хроматина. Во-первых, таким фактором является удушье, могущее способствовать значительной степени желатинизации коллоидов. Именно из этих соображений луковицы *Allium cepa* и проращивались в опилках, смоченных водою. При такой культуре растений действительно оказалось возможным обнаружить морфологические различия первичных и вторичных слоев хроматина. При этом, хотя в хромосомах и видны были хромомеры, я все же не склонен считать, что основная масса хроматина растворялась. Более вероятным мне представляется, что вторичные слои хроматина просто менее интенсивно или совершенно не окрашивались, а первичные отложения хроматина, при некоторой степени дифференцировки, конечно, окрашивались.

Исходя из тех соображений, что если условия произрастания подопытных растений будут в малой степени способствовать «сгущению» хроматина (т. е. повышению степени желатинизации его), то и обнаружение морфологических отличий между «первичными» и «вторичными» отложениями хроматина в осевых участках хромосом будет облегчено, мною и выработана методика исследования.

Луковицы при температуре в 10—12° С проращивались в сосудах, заполненных мокрыми опилками. Корешки фиксировались смесью Champy. Перед окрашиванием препараты протравливались в течение суток 3% раствором $K_2Cr_2O_7$ а затем, тоже в течение суток, окрашивались 1% раствором генцианы виолет. Препараты дифференцировались 100% спиртом и карбол-ксилолом. Окрашенные препараты заключались в кедровое масло.

IV. Внутренняя структура спутничной хромосомы Allium cepa

А. Хромомеры спутничной хромосомы Allium cepa

В настоящей главе будут изложены данные, относящиеся только к спутничной хромосоме *Allium cepa*.

На рис. 79—82 табл. VIII приведены изображения спутничных хромосом *Allium cepa*, заимствованные мною из работ других авторов. На рис. 79—80 приводятся изображения спутничной хромосомы *Allium cepa*, данные Тейлор в 1925 г. Повидимому, автор имел особую расу *Allium cepa*, которой и присущи подобные спутники. На рис. 81—82 приводится изображение спутничной хромосомы *Allium cepa*, которое взято из работы А. А. Кривенко [42]. На рис. 56—59 табл. VI приводятся оригинальные рисунки первичных расчленений спутничной хромосомы *Allium сера*. На всех приведенных рисунках с различной степенью отчетливости и точности иллюстрируется морфология хромосом. В недавнее время Шрадер (Schrader) описано строение кинетической перетяжки у *Amphiuma tridactylon*. В месте кинетической перетяжки, по Шрадеру, имеется особое тельце, названное им commissural region, при посредстве которого соединяются два проксимальных конца хромосомных плеч. Само по себе тельце это резко отлично от хроматиновых хромосомных плеч, хотя и может быть маскировано хроматином. На этом тельце (commissural region) расположены две гранулы, которые автором обозначаются термином spindle spherule. Эти spindle spherule являются гранулками, непосредственно уже связанными с теми пучками волокон, которые прикрепляются к кинетическим перетяжкам. Нет никаких сомнений в том, что spindle spherule есть не что иное, как ведущие тельца, открытые для растительных объектов Навашиным (Nawaschin S. G. [68]) и детально исследованных Транковским (Trankowsky [89]). В настоящее время совершенно то же строение кинетических перетяжек, что ранее было описано Шрадер для *Amphiuma tridactylon*, обнаружено для растительных объектов В. Е. Козловым. На моем рисунке (рис. 56 табл. VI) можно видеть, что при окрашивании хромосомного чехла в месте кинетической перетяжки оказывается возможным обнаружить особо интенсивно окрашенные гранулки; это гранулки ведущих телец. В хромосомах, изображенных на фиг. 56, хроматин осевых участков хромосом остался неокрашенным, а окрашены только чехлы хромосом и ведущие тельца. Комиссуральный участок, т. е. то именно ахроматиновое тельце, которое в месте кинетической перетяжки соединяет проксимальные концы хромосомных плеч, в данном случае, будучи также неокрашенным, как и осевые участки хромосом, не видно. Как раз в данном случае со всей отчетливостью подтверждаются данные Шрадера об отличиях в окрашиваемости гранулок ведущих телец от обычных хроматиновых хромомеров. Если материал был фиксирован по методике Г. А. Левитского или, например, по Champy, т. е. в тех случаях, когда чехлы хромосом остаются не окрашенными и красятся только осевые участки хромосом, наблюдаются наиболее резкие различия в окраске осевых участков хромосом и комиссуральных участков. Осевые участки хромосом окрашиваются ядерными красками (рис. 57, 58 табл. VI), а комиссуральный участок окрашивается диффузными красками.

В работе Козлова [41] по исследованию строения кинетической перетяжки у растительных объектов, называемой Шарпом кинетохором, подчеркивается то обстоятельство, что проксимальные концы хромосом в местах кинетических перетяжек соединяются не двумя тонкими хроматиновыми ниточками, как это полагают некоторые авторы, а ахроматиновым тельцем, которое иногда в метафазах и профазах раздвоено. На рис. 57 и 58 изображены хромосомы из корешка, фиксированного по Левитскому: «5 и 5». На рисунках изображены хромосомы из корешков, полученных при проращивании луковиц в воде: хромосомные плечи остаются бесструктурными телами; на рис. же 59—67 табл. VI изображены хромосомы, в которых обнаружены хромомеры.

Эту структуру хромосом следует рассматривать как внутреннюю структуру осевых частей хромосом. Если при исследованиях хромосом тем или иным методом удавалось обнаружить в данной хромосоме только первичные расчленения ее, т. е. определить размеры плеч, то в данном случае оказалось возможным обнаружить и внутренние структурные особенности этих плеч.

Для изучения хромомеров оказались совершенно непригодными изгибающиеся хромосомы. В тех местах, где хромосомы, при изгибании их, видны в поперечных оптических сечениях, совершенно невозможным оказывается исследовать расположение хромомеров. Именно вследствие этого для исследования очень удобны анафатические хромосомы. Впрочем, весьма вероятно, что именно в стадии анафазы более четко проявляются различия в хроматине осевых частей хромосом.

Это, конечно, не означает, что в данных условиях уже в анафазах начинается растворение хроматина и обнажение хромонем. При слабой степени дифференцирования хромомеры не видны ни в метафазах, ни в анафазах, а при более значительном дифференцировании хромомеры видны в той и в другой стадии.

В малом плече спутничной хромосомы исследованного мною *Allium cepa* проксимального его конца к дистальному, пары хромомеров расположены следующим образом. См. на табл. VI рис. 59 и схему 71; подробнее об этом см. Элленгорн [16].

У самой кинетической перетяжки расположены крупные хромомеры. Следует отметить, что хромомеры эти, по всей вероятности, являются сложными, состоящими из нескольких более мелких, расположенных на очень близких расстояниях друг от друга, покрытых общим слоем хроматина и поэтому плохо или даже совсем не видимых порознь.

За этими крупными хромомерами располагаются две пары более мелких хромомеров: одна пара совсем мелких и затем пара терминальных хромомеров, которые по размерам приблизительно одинаковы с третьей и второй парами.

Как видно из рис. 59—64 табл. VI, не во всех случаях с одинаковой степенью отчетливости можно наблюдать одновременно все хромомеры малого плеча этой хромосомы. Замечу, что все эти рисунки сделаны с препаратов, полученных с корешков одной и той же луковицы.

Особенно хорошо расчленение малого плеча на отдельные хромомеры видно на рис. 62 и 63 табл. VI. На рис. 62 бо́льшее плечо целиком исследовать невозможно; частично оно видно в поперечном оптическом сечении. Если на рис. 59—61 спутник не расчленяется на отдельные хромомеры, то на рис. 62, а также и в ряде других наблюдавшихся случаев, видно, что в тельце спутника оказывается возможным обнаружить два хромомера.

Леван (Levan [54]) указывает, что в некоторых случаях надавливанием на препарат удается «развернуть» спутник и при этом обнаружить в нем три хромомера. В данном случае обнаружено только два хромомера.

О терминальных хромомерах малого плеча следует еще заметить, что при полном обесцвечивании хромосом они остаются окрашенными. Эти хромомеры являются, повидимому, гетерохроматиновыми.

В бо́льшем плече этой хромосомы, от проксимального конца его к дистальному, имеются следующие хромомеры.

Около самой кинетической перетяжки расположены три пары крупных, тоже, несомненно, сложных хромомеров. За ними следует две пары хромомеров меньших размеров.

Далее расположена пара хромомеров еще меньших размеров. За этой парой хромомеров следуют семь пар очень мелких хромомеров. Все семь хромомеров этой хромосомы удается обнаружить далеко не во всех случаях. Однако, в ряде случаев, как, например, на хромосоме, изображенной на фиг. 63, все они хорошо видны одновременно.

Следующие три пары хромомеров отличаются от только что описанных более крупными размерами.

На дистальном конце бо́льшего плеча расположены две пары хромомеров. После вышеописанных трех пар хромомеров расположена пара очень мелких хромомеров, к ряду за нею пара более крупных, терминальных хромомеров.

Очень часто эти две пары хромомеров сливаются воедино.

Рис. 59, 61—64 табл. VI относятся, как уже отмечено ранее, к анафатическим хромосомам. Сравнивая все эти рисунки с рис. 60, на которой изображена метафатическая хромосома, можно убедиться в том, что и в этом случае расположение хромомеров не изменяется.

Конечно, более сложные структуры этих хромосом (наличие не двух нитей, как в анафатических хромосомах, а четырех) и бо́льшая масса хроматина несколько затрудняют исследование.

На рис. 71 дана схема расположения хромомеров в спутничной хромосоме *Allium cepa*, составленная на основании рис. 59—64.

Необходимо подчеркнуть, что хромомеры, изображенные на рис. 59—64, следует рассматривать как «сложные» — «compound chromomeres», возникающие в результате слияния ряда более мелких элементарных хромомеров.

Однако, эти сложные хромомеры позволяют значительно точнее характеризовать хромосому в морфологическом отношении, чем это оказывалось возможным до настоящего времени. После открытия Пайнтер связи цитологической структуры хромосом слюнных желез *Drosophila* с данными генетического анализа тонкое строение хромосом, естественно, должно привлечь особый интерес цитологов. Но следует подчеркнуть, что если наблюдаемые в данном случае хромомеры и могут, конечно, расцениваться как аналоги тем дискам, что наблюдаются в хромосомах слюнных желез *Drosophila* и которые имеют уже непосредственную связь с данными генетического анализа, то такая аналогия может быть проведена только между хромомерами, обнаруженными в спутничной митотической хромосоме *Allium cepa* и «толстыми», сложными дисками хромосом слюнных желез.

Как установлено Элленгорн, Прокофьевой и Мёллером [15], «толстые» диски, при исследовании их с предельно большими апертурами, оказываются сложными — распадаются на ряд более мелких дисков. Следует полагать, что в дальнейшем можно будет тем или иным путем исследовать и сложное строение хромомеров митотических хромосом. Обнаруженная у *Allium cepa* индивидуальность хромомеров может быть сравнена с данными Венрича [94]. Однако отличие настоящих данных от приводимых Венрихом заключается во-первых в том, что речь в данном случае идет не о профатических мейотических хромосомах, а о мета- и анафатических митотических хромосомах; вторым отличием настоящих данных об индивидуальности хромомеров является установление бо̀льшего числа хромомеров, характеризующих хромосому в морфологическом отношении.

Как на диаграмме, рис. 71, так и на рис. 59—64 обращает особое внимание то обстоятельство, что перекручивание хроматид этой хромосомы (twisting) оказывается приуроченным к определенному месту хромосомы.

И в метафатических хромосомах и в анафатических хромосомах место перекручивания дочерних половинок их или хромонем постоянно. Перекручивания двух хромонем этой хромосомы в профазах более многочисленны, но в метафазах и анафазах в данной хромосоме имеется всегда только одно локализированное место, в котором хроматиды или дочерние половинки хромосом перекручиваются.

Считая хромомеры от дистального конца большого плеча, можно констатировать, что перекручивание хромонем происходит между седьмой парой хромомеров и девятой.

В. Twisting хромонем в митозе

В первой части работы было уже указано значение терминов twisting и coiling. Из данных Кауфмана, Шарпа, Телезинского, Коши и отчасти Тейлора можно было заключить, что в хромосомах митоза (подчеркиваю, что речь идет только о прометa- и анафатических хромосомах) хромонемы не закручиваются в спирали, но могут быть перевиты одна вокруг другой (twisting). Исследуя это обвивание хромонем, я пришел к выводу, хотя и не стоящему в противоречии с имеющимися в литературе данными и даже подтверждающему их, но для меня неожиданному. Уже Коши [30] было установлено, что направление, в котором перевиты хромонемы, постоянно. В последнее время Дарлингтон [10], повидимому, не знавший работ Коши, пришел к тому же выводу, обозначив перевивание хроматид (т. е. twisting) новым термином — relational coiling. Так вот, для спутничной хромосомы, а также для любой другой, можно, оказывается, обнаружить, что место перекручивания нитей на стадиях ана- и метафазы вполне определенно. У спутничной хромосомы, как это видно и из приведенных рисунков и схемы, рис. 71, табл. VI, перекручивание тех двух нитей, которые имеются в анафатических хромосомах, или же в дочерних половинках метафатических хромосом, происходит в бо̀льшем плече этой хромосомы в районе маленьких хромомеров, между второй парой и четвертой, считая от дистального конца бо̀льшего плеча.

В данном случае имеется только одно место в хромосоме, где хромонемы перекручиваются, а поэтому трудно решить вопрос о том: может или не может изменяться направление закручивания хромонем в пределе одного плеча и обязательно ли в различных плечах одной и той же хромосомы хромонемы закручиваются в различных направлениях.

Правда, в данном случае можно было бы думать, что нити перевились в том именно месте, где наиболее тонка структура их, так сказать по месту locus minoris, но те совершенно закономерные перекручивания хроматид в других хромосомах набора, которые не приурочены к месту расположения малых хромомеров, едва ли допускают возможность именно подобным образом расценивать перекручивание хроматид. Вернее, с моей точки зрения, несколько иное толкование, которое в дальнейшем будет приведено.

Наблюдая перевивание дочерних половинок хромосом в метафазах, я пришел к тому выводу, что в процессе анафатического расхождения хромосом имеются некоторые, до настоящего времени еще не вполне выясненные особенности. В любом руководстве по цитологии можно найти приблизительно следующее: в метафазах митоза расходятся дочерние половинки хромосом, лежащие параллельно друг другу. В последней из работ, специально посвященной поведению хромосом в анафазах митоза, Дарлингтон [10] (называющий почему-то обвивание дочерних половинок хромосом relational coiling, т. е. взаимное закручивание в спираль) установил следующее: «The daugther chromatids are optionally coiled round one another at the metaphase of mitosis. . .». Однако, как уже указывалось, место перекручивания хроматид анафатических хромосом, а также и дочерних половинок метафатических хромосом, не случайное явление и не может быть охарактеризовано как «optional», т. е. как необязательное. Тот факт, что места перевивания дочерних половинок хромосом и хроматид вполне постоянны, что явление это закономерно и места обвивания нитей не изменяются от случая к случаю, невольно заставил тщательнее просмотреть и процесс анафатического расхождения хромосом. Дарлингтон, выражая, повидимому, общепринятую точку зрения, пишет, что в метафазах «. . .the chromatids lie parallel at metaphase and separate freely at anaphase. . .» (Дарлингтон [10]).Однако, цитированная фраза, хотя и выражает мнение обычное, общепризнанное, но до такой степени противоречит рисункам автора, что уже одно сравнение рисунков метафатических хромосом с текстом могло бы дать повод к диаметрально противоположным выводам. Просматривая изображения анафатических хромосом, приводимые различными авторами, уже по одним только рисункам можно усомниться в том, повторяю, общепринятом, положении, что перед анафатическим расхождением дочерние половинки хромосом лежат параллельно одна другой.

На рис. 33 табл. III приведены изображения метафатических хромосом в митозе у *Fritillaria Elwesii*, заимствованные из работы Дарлингтона [10]. Даже на этом примере можно убедиться, что в момент метакинеза, т. е. в тот период, когда расхождение дочерних половинок хромосом только начинается, они остаются все же взаимно обвитыми. С. Г. Навашиным приведены две метафатические хромосомы, по морфологии одинаковые, и замечательно то, что в обеих этих хромосомах перекручивание дочерних половинок происходит в одном и том же месте. Факт этот служит прямым подтверждением описанного мною выше постоянства перекручивания дочерних половинок хромосом в митозе. На рис. 72 и 78 табл. VII совершенно ясно показано, что дочерние половинки хромосом оказываются взаимно обвитыми в тот период, когда уже началось расхождение проксимальных участков плеч. Рисунки, приводимые самим Дарлингтоном, столь явно свидетельствуют о том, что перевивание дочерних половинок хромосом остается и в метафазах, что совершенно непонятно то положение, которое категорически утверждается автором. Просматривая митоз в корешках *Fritillaria Raddeana*, я пришел к выводу, что утверждение это совершенно не основательно.

На табл. VII на рис. 72—78 можно обнаружить в метакинезе следующее. Например, на рис. 73 стрелками 1*a* и 1*b* отмечена хромосома. Кинетическая перетяжка этой хромосомы отходит к верхнему полюсу, а кинетическая перетяжка хромосомы, отмеченной стрелками 2*a* и 2*b* отходит к нижнему полюсу. Тем не менее, дистальные концы бо́льшего плеча этой хромосомы ориентированы иначе. Благодаря тому, что дочерние половинки хромосом перекрутились, дистальный конец хромосомы 2*a*, 2*b*, отходящий к нижнему полюсу, лежит выше дистального конца хромосомы 1*a*, 1*b*, отходящего к верхнему полюсу.

На рис. 91—93, 94—95, 96—97, табл. IX и X приведены различные примеры перекрученности дочерних половинок хромосом в метафатических хромосомах и в хромосомах ранних анафаз. Особенно интересны рис. 91—93. На этих рисунках изображена одна и та же хромосома на различных стадиях анафазы. В самом начале расхождения хромосом место перекручивания дочерних половинок хромосом приурочено к первой половине проксимального конца бо̀льшего плеча. Повидимому в этом месте и были перекручены дочерние половинки хромосом в метафазах. Расхождение дочерних половинок хромосом к полюсам, значительно продвинувшееся, видно на рис. 73 табл. VI. При этом дочерние половинки хромосом скользят одна по другой, нижняя огибает верхнюю, но раскручивания их еще не происходит. Даже в тот момент, когда хромосомы эти соприкасаются только дистальными концами больших плеч, можно еще обнаружить тот тип перекручивания, который был присущ им на более ранних стадиях.

V. Хромомерное строение хромосом в митозе в связи с данными о спиральном строении митотических хромосом

Литература, относящаяся к ранним периодам исследования митоза, приведенная в сводках Вильсона, Тишлера и Шарпа, мною здесь рассматриваться не будет, за исключением лишь некоторых работ. Вопрос о спиральной структуре хромосом встал только в 1926 г., и только в этот именно период данные в пользу спиральной структуры хромосом оказали вообще заметное влияние на вопрос о внутренних структурах хромосом. Уже в работе Кауфмана [35] с достаточной четкостью показано различие в расположении хроматид в митозе и мейозисе. В митозе в мета- и анафазах, по Кауфману, имеется только перевивание хроматид.

Кауфман наблюдал спирали в покоящихся ядрах и, в особенности, в отдельных участках телофатических ядер. Очень интересно одно, правда, краткое замечание этого автора: «. . .the tightening of the spirals». . . [сам Кауфман, как и все авторы этого периода, не различал «twisting» и «coiling», а в данном случае (фиг. 9, табл. I) имеется именно twisting]; «gives indication of more closely wound thread than during earlier stages».

Шарп развил это положение Кауфмана, и в его схеме цикла развития хроматид в митозе оно отражено достаточно четко: «At the end of the anaphase (tassement polaire) the chromosomes shorten» (рис. 16—18, табл. II). На этой же таблице приведены некоторые из рисунков Sharp. В отношении рис. 19, т. е. там, где автор изображает спирали в покоящихся ядрах, никаких сомнений нет; рисунки автора вполне определенны. Менее отчетливо изображена автором спиральная структура анафатических хромосом *Allium cepa*. Повидимому, предфиксационная обработка материала подогретым спиртом значительно деформировала структуры, хотя и позволила автору наблюдать достаточно отчетливо различия в окрашиваемости основной массы хромосом и осевых частей хромосом. Структуры, изображенные Шарпом на фиг. 16, 17, 18, конечно, едва ли могут быть названы спиралями. Это или зигзагообразные линии, местами прерывающиеся, или же явно перевитые нити. Доказательств спирального строения хромосом митоза Шарпом не дано, да автор к этому и не стремился. Судя по той схеме, которая приведена в работе Шарпа, а также и по самому тексту статьи, становится совершенно очевидным, что Шарп наличия спиралей в хромосомах митоза вообще не обнаружил. Спирали очень интересуют автора, но, тем не менее, оставаясь верным фактам, Шарп обнаруживает их только в «spiral stages», т. е. только в покоящихся ядрах и в телофазах — после tassement polaire.

Остается все же непонятным то противоречие, что, придерживаясь такой схемы поведения хроматид в митозе, автор дает весьма сомнительные изображения спиралей в анафатических хромосомах. В этом отношении безупречным является исследование Телезинского [88]. Оно проведено необычайно тщательно, и иллюстративный материал прямо поразителен. Во всех новейших исследованиях митоза, как уже отмечалось в главе I, всеми авторами признается наличие спиралей в митотических хромосомах, т. е. в мета- и анафатических хромосомах. При этом имеется в виду уже не twisting, которое в 1926—1931 гг. иногда ошибочно обозначалось различными авторами как coiling или spiralisation, а именно спиральное строение хромосом, т. е. в собственном смысле spiral structure! Следует отметить, что спирали в покоящихся ядрах корешков *Fritillaria tenella* наблюдал еще в 1910 г. С. Г. Навашин [95], «. . .Все ядро, — пишет секретарь заседания Киевского Общества естествоиспытателей, реферируя доклад С. Г. Навашина, — оказывается наполненным спирально скрученными нитями. . .»

Сам по себе факт наличия в хромосомах митоза хромомеров и постоянство расположения их, хотя, как мне кажется, и представляет большой интерес, но для поставленной мною задачи имеет интерес еще в том отношении, что дает возможность смело отвергать возможное возражение, что обороты якобы существующих в митозе «малых» спиралей мною были приняты за хромомеры. Приведенные выше рисунки могут служить доказательством того, что расположение хромомеров и сами хромомеры мною изучены достаточно тщательно. Я не решаюсь этого утверждать в отношении тех данных, на основании которых многие авторы судят о наличии в митотических хромосомах малых спиралей. Укажу, например, на то, что двойственность хромомеров в анафатических хромосомах, даже при самом предвзятом подходе, в моих препаратах не оставляет сомнений. Хромомеры мета- и анафатических хромосом видны или как два рядом расположенных шарика, т. е. их явно имеется пара, или же они будут слиты воедино, и тогда возникают диски, расположенные поперек хромосом (рис. 67, 65, табл. VI). Диски эти при своем расположении поперек хромосом, даже находясь близко друг к другу, при микрометрировании не соединяются между собою в спираль, в то время как истинные спирали в хромосомах мейотического деления видны в отдельных участках их и без микрометрирования, при одной установке микрометрического винта.

Определение порядка расположения хромомеров в отдельных хромосомах должно свидетельствовать о том, что структура хромосом, хромомеры исследованы не только с «качественной» стороны, но и с «количественной».

Сравнивая изображение спиральной структуры хромосом *Tulipa*, которое в своей работе опубликовала Эпкот (Upcott [92]), с теми изображениями хромомеров, которые для хромосом в пыльцевых трубках приведены С. Г. Навашиным, едва ли можно сомневаться в том, что Эпкот только видела «нечто», так и оставшееся на ее рисунке не определенным, а С. Г. Навашиным структура была изучена. Сравнить рис. 7 табл. I и фиг. 92 табл. X.

VI. Спирализация хромонем в митозе в течение телофаз

Сокращение хромосом в телофазах — tassement polaire, конечно, всем цитологам известно. И тем не менее и Дарлингтон, и Кувада, и Сакс и Нейсзани, и все вообще авторы утверждают, что спирали митотических хромосом делаются видимыми в телофазах именно вследствие раскручивания хроматид.

Так, например, Дарлингтон [10] пишет: «minor spiral relaxed», и это замечание относится к ранним стадиям телофазы. Распускание спиралей идет, следовательно, при общем сокращении хромосом. Приведу еще один очень характерный пример: Нейсзани [65], исследуя спиральную структуру хромосом у гиацинта, дает микрофотографии, по которым ясно видно, что телофатическое ядро вдвое меньше длины анафатических хромосом, и, тем не менее, он же утверждает, что спирали хромосом якобы имеются в анафазах, но только не отчетливо видимые, наиболее ясно различимые «at early telophase when the spirals are relaxed». Тот факт, что спирали могут быть в телофазах, разумеется, ни в коей мере не должен расцениваться как доказательство реальности спирального строения мета- и анафатических хромосом. Например, на рисунках Эпкот в пыльцевых трубках *Tulipa* хромосомы значительно превосходят по длине своей размеры телофатических ядер (рис. 34 и 35 табл. IV). Однако автор рассматривает наличие спиралей в телофатических ядрах как прямое доказательство спиральной структуры метафатических хромосом. Многие авторы определенно заявляют, что хромомеров нет и что наблюдаемые «бусовидные» структуры можно истолковать как оптические сечения спиралей. Но почему же тогда малые спирали ни в одном случае целиком не умещаются по глубине фокуса? Почему же всегда видны только оптические сечения? Ошибочность этого заключения ясна из того примера, который был приведен мною выше. Спирали малого диаметра там, где они действительно имеются, например, в мейотических хромосомах малых размеров, вполне умещаются в фокусе одного оптического сечения. Небель [70], изображая «end of chromosome in metaphase», рисует отдельные утолщенные и интенсивно окрашенные хроматиновые глыбки; ясно, что это хромомеры, и даже на рисунке Небель не показывает связи их между собою, не показывает хода спирали (рис. 32 табл. II). Утверждение Нейсзени о том, что «so-called chromomeres are in this case (т. е. вообще в митозе. *Я. Э.*) optical image of the finely coiled spiral» очень характерно для всех работ по изучению minor spiral в митозе. Подобные высказывания или прямо приводятся авторами, например Кувада (V, 1935), или же вытекают из самих данных, как в работе Е. Сакс и К. Сакс.

Спиральное строение мейотических хромосом, наличие спиралей в телофазах митоза столь «требуют» признания спиральной структуры митотических хромосом, что за аргументацией дело не станет, она приводится, даже несмотря на противоречие ее всему фактическому материалу.

На рис. 41—43 табл. V изображены анафазы и телофазы. Именно эти рисунки вполне объективно показывают хорошо известный и ранее процесс сокращения хромосом в течение телофазы. Факт этот совершенно не принимается в настоящее время во внимание при исследовании спиральных структур хромосом в митозе. Корешки, из которых изготовлены препараты, проращены в воде; при этом способе проращивания материала в хромосомах не видно внутренней структуры. На рис. 44—47 изображены ядра с препаратов, полученных из корешков луковиц, проращенных в опилках. На этих стадиях, т. е. в тело- и интерфазах не удается пока получить хромомеров. Хромонемы видны хорошо, но отдельных скоплений хроматина — хромомеров — не обнаруживается. На рис. 44 ядро рассматривается в оптическом сечении почти с экватора. Точно так же анализировалось и ядро на рис. 45. Рисунок этот сделан при одной установке микрометрического винта, и, следовательно, на нем нарисовано только одно оптическое сечение телофатического ядра. В отношении стадии это ядро соответствует началу tassement polaire, изображенному на рис. 43. В каждой из хромосом можно видеть по две нити, окрасившиеся интенсивнее, чем основная масса хроматина. Двойственность нитей отмечена на рис. 44 и 47 стрелками *a*. Стрелкою *b* обозначена хромосома, в которой хроматиды перевиты. На более поздних стадиях (например, на рис. 46 и 45) усиливающееся сокращение хромосом, сжатие всего телофатического комочка приводит к возникновению спиралей (coiling). Схематически возникновение спиралей показано на рис. 89 и 90 табл. IX и на рис. 84*a*, 84 табл. VIII. Спирали телофатических ядер видны на всех рис. 44—47.

На рис. 104 табл. XII отчетливо видна двойственность спирали. Парные нити, заключающиеся в анафатических хромосомах, сокращаясь, закручиваются в спирали. Если, однако, материал был фиксирован неподходящим способом, например, прогрет в ацето-кармине, то происходит заметная вакуолизация телофатических ядер, и спиралей в них обнаружить уже не удается (например рис. 49 табл. V). В некоторых случаях спиральные хромонемы совершенно отчетливо видны и в интерфатических ядрах, например, на рис. 51—53 табл. V. Следует заметить, что все эти рисунки сделаны при одной установке микрометрического винта и ядрышки иногда не попадали в данные оптические сечения. На рис. 51 и 53 в обоих случаях они расположены ниже плоскостей, изображенных на рисунках. В ядре, изображенном на рис. 53, также можно видеть двойственность спиральных нитей (см. место, указанное стрелкою со значком *a*). На рис. 52 представлено ядро, которое в препарате было раздавлено пополам. В этом лопнувшем ядре можно наблюдать любопытные детали расположения хроматид. Ни в верхней половине этого ядра, ни в его нижней половине не удается вполне отчетливо рассмотреть как именно располагаются нити; их очень много, все они сильно изогнуты, и сложность расположения их затрудняет исследование. Но в месте разрыва ядра верхняя и нижняя части его соединяются тремя хроматидами, которые при раздавливании ядра не разорвались. И именно на этом ядре, уже покоящемся, а не интерфатическом, можно убедиться в том, что хромонемы располагаются спирально и в покоящихся ядрах — уже в тех случаях, когда непосредственно различить спирали невозможно. Следует подчеркнуть, что это ядро (как и многие другие) перед раздавливанием его в готовом уже препарате тщательно изучалось, а затем уже было раздавлено. Следовательно, не может быть и речи о том, что в данном случае рассматриваются не хроматиды покоящихся ядер, а хромосомы (типа chromosome bridge), застрявшие между телофатическими ядрами. Спиральная структура покоящегося ядра видна и на микрофотографии (рис. 106 табл. XIII). Подробное изучение покоящихся ядер вскрывает, однако, и некоторые отличия в их структурах. В некоторых ядрах спирального расположения хроматид несомненно нет. Пример этому дан на рис. 54, табл. V.

Ядро, изображенное на рис. 55, срисовано с препарата, который изготовлен из корешка луковицы, проращенной в воде. Этот рисунок аналогичен рисункам, приводимым, например Шарпом [82, 83, 84]. Условия произрастания подопытного материала, повидимому, повлекли за собою желатинизацию хроматина, что и сказалось на структуре этих покоящихся ядер. Между отдельными нитями возникли анастомозы. Но уже на ядре, изображенном на рис. 54, можно убедиться в том, что в нем имеются не спирально расположенные нити, а просто нити, идущие более или менее параллельно. На рис. 54 дано изображение (совершенно точное) одного из типичных ядер клеток центрального цилиндра корешка, проращенного в опилках. На этом рисунке дано одно оптическое сечение ядра — он сделан при одной установке микрометрического винта. В ядре видны отдельные отрезки парных хроматид. Кроме того, вращая микрометрический винт можно убедиться в том, что нити расположены попарно, сильно изогнуты и взаимно обвиваются. На рис. 54 в ядре одновременно — при одном оптическом сечении его — парно расположенные нити видны и в отдельных сечениях и на значительном протяжении. На микрофотографии (рис. 105 табл. XIII) видна в ядре та же структура, что и на рис. 54 табл. V. При этом стрелками *1*, *2*, *3* отмечены отдельные участки двух перевитых нитей, а на рис. 105*a* изображены обе эти нити так, как они видны были при микрометрировании. Два типа покоящихся ядер резко отличаются один от другого. В одних случаях имеются парные нити, совместно закрученные в спирали, а в других — они перевиваются и, не закручиваясь в правильные спирали, оказываются различным образом изогнутыми. На рис. 84 табл. VIII приведено схематическое изображение расположения нитей в покоящихся ядрах. Сокращение нитей анафатических хромосом, протекающее параллельно с растворением хроматина в телофазах, приводит к тому, что нити несколько расходятся и располагаются аналогично показанному на фиг. 84*b* табл. VIII. Дальнейшее сокращение хромосом заставляет хромонемы расположиться более или менее спирально (рис. 84*c*).

Повидимому покоящиеся ядра могут, именно вследствие постепенности процесса сокращения хромосом, быть различными в отношении расположения в них нитей. Если бы телофатическое ядро, в котором сокращение хромосом только что еще началось, а нити, следовательно, только разошлись и в спирали еще не закрутились (как это изображено, например, на рис. 84*b*), миновало бы последующее сокращение, то и возникло бы покоящееся ядро без спирально закрученных хроматид (например, вроде того, что изображено на рис. 84b_1). С другой стороны, если процесс сокращения хромосом в телофазе будет продолжаться, то вполне понятно, что хромонемы окажутся в конце концов закрученными в спирали. При дальнейшем разбухании ядра в ряде случаев хромонемы могут удлиняться, и спирали при этом исчезнут, но зачастую этого не бывает, и хромонемы, в особенности в тех случаях, когда они располагаются по поверхности ядер, сохраняют то спиральное закручивание, которое было вызвано сокращением хромосом в телофазах.

В ядрах, которые видны на рис. 51—53 табл. V, на микрофотографиях рис. 104, 106 табл. XII, т. е. в ядрах со спирально закрученными нитями, весь ядерный остов, т. е. все хромонемы расположены именно по поверхности ядер. Совершенно иначе хромонемы располагаются в ядрах, аналогичных тому, что изображено на рис. 54 и на микрофотографии рис. 105. В подобных ядрах нити занимают всю полость ядер; убедиться в этом можно микрометрируя ядра (при достаточно сильном освещении микроскопа).

VII. Критический разбор документальных данных по вопросу о спиральной структуре хромосом

(Оригинальные исследования)

Переходя к изложению результатов критического исследования документальных данных по вопросу о спиральной структуре хромосом, необходимо остановиться на том методе, который позволяет провести подобное исследование. Материалом критического исследования документальных данных служили те микрофотографии, которые опубликованы различными авторами для иллюстрации их данных о спиральной структуре хромосом. Эти фотографии и являются, собственно, документальными доказательствами, приводимыми различными авторами в опубликованных ими исследованиях. Конечно, при этом следует помнить «относительность» объективности микрофотографий как «документов». Однако документальность микрофотографических снимков в значительной степени возрастает, если использовать то, что они действительно способны документировать.

Первым условием в этом отношении следует признать возможность изучения на микрофотографиях только тех структур, которые попали в фокус снимка.

Критериями этого могут служить во-первых — очертания структур, а во-вторых, те диффракционные полосы, которые возникают по краям структурных элементов, например, нитей. Возникновение диффракционных полос обычно обусловлено бывает излишне уменьшенной апертурой конденсора по сравнению с апертурой объектива (рис. 93 табл. X). При печати микрофотографий (почти всегда цинкографическим способом) копии, как известно, снимаются через растр.

На микрофотографиях в печатных работах всегда хорошо видна очень тонкая сеточка. Чтобы избежать вредящего влияния этой сеточки, т. е. устранить действие растра, микрофотографии, заимствованные мною из опубликованных работ, несколько уменьшены при пересъемке. Однако не только исключительно из этих именно соображений была произведена пересъемка всего материала с некоторым уменьшением. Почти во всех случаях опубликованные микрофотографии следовало еще «улучшить», т. е. создать при репродукции их такие условия, которые не были соблюдены при микрофотографировании. Подобные методы «улучшения» снимаемого оригинала хорошо известны и заключаются, обычно, в том, что при пересъемке соответствующим подбором пластинок и проявителей, в нужном направлении и степени, изменяются соотношения контрастов оригинала.[1]

В данном случае повышение контрастов было необходимо потому, что для получения отчетливых изображений, снятых с сильными апертурами, необходимо известное соотношение контрастов для того, чтобы снимаемая структура была вполне резкой. Микрофотографии, при съемке которых не соблюдены эти условия, едва ли вообще могут служить документами, пригодными для анализа тех или иных структур. Контрастность снимка в данном случае вовсе не означает наличия на отпечатке только черных и белых оттенков. «Контраст», «наличие контраста», означает в данном случае возможность изучения структур, передаваемых на снимке различными оттенками. Поэтому обязательно наличие на отпечатках всей гаммы оттенков. Если максимально темных оттенков на снимке нет, то «серые» структуры могут сливаться с фоном и ускользать от глаза наблюдателя. Отмечу также, что отсутствие «черных» структур у объекта, конечно, обусловит отсутствие их и на фотографиях, если соотношение контрастов объекта и отпечатка определяется $\gamma = 1$.

Все приводимые мною микрофотографии, заимствованные из работ других авторов, соответственно требованиям каждого отдельного случая, «выправлены» ($\gamma > 2$).

---

[1] Метод такого исследования микрофотографий был применен еще покойным В. И. Фаворским. Однако, к сожалению, данные его так и остались не опубликованными.

Несколько схематизируя вопрос, можно сказать, что неправильный выбор пластинок и проявителей, допущенный в каждом отдельном случае при микросъемке тем или иным автором, исправлен мною при изготовлении копий методом контратипирования.

На «выправленных» снимках удается обнаружить много новых деталей в структурах хромосом. Все эти детали не созданы мною, в том или ином состоянии (совсем невидимы или очень плохо видимы) они имеются и на оригинальных и воспроизведенных в работах микрофотографиях. В описании таблиц дан оригинальный текст авторов, а курсивом мною даны те или иные критические замечания, относящиеся к микрофотографиям.

Обращаясь к изучению микрофотографий спиральных структур хромосом, в первую очередь следует проанализировать микрофотографии Сакамура [73]. См. рис. 96 и 97 табл. X, где приведены только отдельные хромосомы с фотографии, опубликованной Сакамура.

Уже сам автор обнаружил на этой микрофотографии «Doppelnatur der Spirallinie. . .» Стрелки на всех микрофотографиях, проставленные мною, обозначены цифрами, а стрелки, проставленные самими авторами, снабжены буквами. Двойственность спиралей на микрофотографии материнских клеток пыльцы, хроматин которых растворен Сакамура кипячением, отмечены стрелкой № 1 (рис. 97 табл. X). Стрелкой № *2* на микрофотографии рис. 96 отмечено одно крайне любопытное место. Удивительно вообще, что до настоящего времени никем из авторов, работавших со спиральными структурами хромосом, явление это еще не обнаружено даже на препаратах. . . В указанном участке спирали тоже видны две хроматиды, но в этом месте они оказываются перевитыми (перекрещиваются). Стрелкой № *1* на рис. 96 отмечена структура одного из участков спирально закрученных хроматид. В этом участке раздвоенность нитей не видна, но в поперечном направлении хроматида испещрена маленькими дисками. В участке нити, отмеченном стрелкой № *1* на рис. 97, т. е. там, где нить раздвоена, на каждой из нитей расположены маленькие шарики.

Следует думать, что в данном случае эти шарики являются не чем иным, как хромомерами, а те диски, что видны в участке, отмеченном стрелкой № *1* на рис. 96, возникают вследствие слияния парных хромомеров.

В работе 1930 г. Шинке, давая текст к микрофотографии рис. 5, пишет следующее: «Some of the chromosomes appear as if they consisted of numerous discs». Несомненно, что в хромонемах мейотических хромосом Шинке обнаружил при помощи окрашивания те же диски, что мною обнаружены на фотографии Сакамура 1927 г.

Далее Шинке отмечает, что в некоторых случаях спиральные нити оказываются раздвоенными. Как же понимать наличие той спирали в унивалентной хромосоме, которая обнаружена Шинке в «chromosome bridge» на его фотографии № 7? Эта микрофотография приведена мною на той же табл. XI, рис. 98. Ведь раздвоенность нитей на фотографии Шинке № 5 относится тоже к унивалентной хромосоме.

Значит, и на фотографии рис. 98 в «chromosome bridge» должна быть видна не одна мелкая спираль, а две спирали рядом. Если это так, то те диски, что видны на фотографиях в мейотических хромонемах, не могут быть оборотами малых спиралей. Раздвоенность самих хромонем должна рассечь такую малую спираль вдоль. Обращаясь еще раз к тем микрофотографиям, которые заимствованы мною из работы Сакамура и детали которой помещены на табл. X, рис. 96, 97, можно объяснить, в чем же здесь дело.

Из этих фотографий можно заключить, что на двух нитях, составляющих большие спирали мейотических хромосом, расположены хромомеры (отмечено стрелкой № *1* на рис. 97). Слияние хромомеров, образование дисков, расположенных поперек хроматид, как раз и происходит в тех случаях, когда и сами нити, составляющие большие спирали, располагаются в непосредственной близости одна к другой. Если нити больших спиралей раздвоены, то видны хромомеры, а если раздвоенность нитей не видна, то видны диски. Следовательно, едва ли микрофотографии Шинке, при тщательном их изучении, могут свидетельствовать о наличии малых спиралей внутри хроматид, образующих большие спирали мейотических хромосом.

Если Шинке не учел того, что двойственность нитей в больших спиралях мейотических хромосом нарушает все его доказательство существования малых спиралей, то недостаток этот странен в работе Кувада 1932 г.

Кувада отмечает совершенно определенно, что «the spiral of the higher order is double in the metaphase, consisting of two spirals of the lower order. . .»

Правда, Кувада, ссылаясь на работу Шинке, не указывает, что наблюдения его стоят в резком противоречии с наблюдениями Шинке, но все же это не оставляет сомнений. На рис. 94 табл. X приводится микрофотография, заимствованная мною из работы Кувада (1932). На рис. 94 стрелкой № *3* мною отмечены две хроматиды. В верхней хроматиде отмеченной этой стрелкой, действительно видна «спираль», но одна, а не две. Следовательно, это не та «спираль», которую имеет в виду Кувада. В нижней из хромонем, отмеченной этой стрелкой, которая действительно раздвоена, должны, следовательно, быть обнаружены именно те спирали, о которых и пишет Кувада. Такая же точно структура отмечена мною красной стрелкой № *2*, *1*. Начнем анализ фотографии именно с нее. С нижнего конца ее (по направлению слева вверх направо) на двух нитях расположения более или менее симметричные утолщения. В том месте, куда непосредственно указывает стрелка № *1*, имеется крупная глыбка хроматина. Конечно, и эти утолщения на каждой из нитей едва ли могут быть истолкованы как обороты спирали. Более вероятным мне представляется, что в данном случае также имеются хромомеры. То же самое следует заметить и о структуре нижней из хромонем, отмеченной стрелкой № *3*.

Та зигзагообразная линия, что видна на верхней хромонеме, отмеченной той же стрелкой, не может быть принята во внимание, так как речь идет именно о двух спиралях, лежащих параллельно. Происхождение зигзагообразной структуры остается гадательным; несомненно, что в данном участке имеется афокальная картина. . .

В работе 1934 г. Шинке, изучая хромосомы *Sagittaria* как уже отмечено ранее, во втором редукционном делении обнаружил два типа хромосом: «тонкие» и «толстые». В «толстых» хромосомах Шинке описана та же «double-coiled spiral», что и в хромосомах первого редукционного деления, т. е. большая и малая спирали. На рис. 100 и 101 табл. XI я привожу детали микрофотографии, заимствованной мною из работы Шинке.

Очевидно, что и в этом случае большая спираль была расщеплена. Двойственность ее, обнаруженная мною, отмечена стрелкой № *1* на рис. 101 табл. XI. Те диски, которые наблюдал Шинке и которые им отмечены (стрелка *S* на рис. 100), едва ли могут служить доказательством наличия малых спиралей. И в данном случае, на ряду с дисками, поперек хромонеи большой спирали (на основании которых Шинке и заключил о том, что имеются малые спирали) мною обнаружено расщепление хроматид больших спиралей с хромомерами, расположенными вдоль по длине каждой из этих нитей. Вывод, который из этого следует, ясен: очевидных доказательств наличия малых спиралей в хромосомах второго редукционного деления *Sagittaria* и в хромосомах мейозиса у *Lilium tigridum*, конечно, в работе этого автора нет. Скорее как раз наоборот. Судя по той структуре толстых хромосом, что видна на микрофотографиях, возникновение их на этой стадии отнюдь не обусловлено двойной спирализацией нитей.

Данные Шинке до некоторой, конечно, степени могут быть сравнены с теми, что приводит в своей работе Туан (Tuan [91]). Этот автор, при изучении мейозиса у *Gasteria*, встретился с теми же различиями хромосом во втором и (необычном вообще, но имевшемся в случае автора) третьем делении. Если в толстых хромосомах второго деления Туан обнаружены «широкие» спирали, то в более тонких хромосомах третьего деления автором обнаружены более узкие спирали (рис. 26—27 табл. III).

Впрочем, рис. 26 в отношении истолкования его, данного автором, оставляет некоторые сомнения. Не являются ли спирали, изображенные на этом рисунке, результатом соединения отдельных хромомеров тонкими анастомозами и не естественнее ли объяснить структуру хромосомы, не как возникшую вследствие разрыва спиралей, а просто как парно расположенные хромомеры.

Анализируя микрофотографии Като [33], можно отметить ту же постоянно повторяющуюся ошибку. Доказательство наличия малых спиралей, а следовательно и двойного закручивания нитей, авторы видят только в том, что хроматиды местами испещрены в поперечном направлении тонкими дисками.

Нет никаких оснований полагать, что хромомеры являются лишь следствием оптического сечения малых спиралей.

Ведь сами по себе малые спирали должны были бы быть столь малого размера, что, хотя бы местами, можно было бы надеяться получить не только оптическое сечение их, но увидеть малые спирали и целиком. С другой стороны, и в данном случае опять-таки доказывается наличие в хроматидах, завитых в большие спирали, не двух малых спиралей, а только одной.

Большая серия работ Кувада и Кувада и Накамура иллюстрируется рядом микрофотографий. Подобному анализу будет подвергнут только критический случай, например, фотография рис. 95 (из V сообщения этих авторов), опубликованная в 1935 г. Эта фотография мною приведена на табл. X. Едва ли могут возникнуть сомнения в том, что структуры хромосом, которые видны на этой микрофотографии, не могут свидетельствовать о наличии двух отдельных спиралей в каждом из унивалентов.

Картины вакуолизации хромосом (при кипячении материала в ацето-кармине, описанные, например, Фернандес (Fernandes [18]), в высшей степени сходны со структурой хромосом, на которых в данном случае авторами предлагается убедиться в реальности существования малых спиралей.

То же или почти то же можно заметить и о структуре митотических анафатических хромосом *Vicia faba* на микрофотографиях, опубликованных Е. Сакс и К. Сакс в 1935 г. Кроме переплетения (twisting) хроматид в анафатических хромосомах, которое, правда, несколько маскируется вакуолизацией их, никаких спиралей обнаружить не удается (рис. 102 табл. XII). Наличие больших спиралей в мейотических хромосомах вполне очевидно и на микрофотографиях этих авторов.

В метафатических хромосомах *Trillium* на фотографиях авторов внутренние структуры хромосом видны более отчетливо. Поперечная исчерченность каждой из дочерних половинок видна хорошо.

В данном случае возможно толковать эту исчерченность как следствие спирального расположения нитей в дочерних половинках метафатических хромосом. Едва ли, однако, такое толкование будет соответствовать всем тем структурам, которые видны вообще на микрофотографиях этих авторов.

В некоторых местах совершенно ясно видно, что в каждой из половинок хромосом имеется по две нити, местами явно перевивающиеся.

Совершенно непонятным остается, на каком основании эти авторы утверждают, что в профатических ядрах можно обнаружить «the chromatid. . . independently coiled in small loose spirals. . .».

Требуется ли более удачная микрофотография для демонстрации хромомеров в профатических хромосомах чем та, что опубликована Саксом в его работе?

Общее увлечение спиральными структурами хромосом приводит, повидимому, к тому, что даже совершенно ясные картины получают, как это ни странно, «вольные» толкования.

Наиболее веские доказательства поперечной исчерченности хроматид больших спиралей мейотических хромосом имеются, несомненно, на микрофотографиях Оура [72]. На его изумительной микрофотографии диски, расположенные поперек хромонем больших спиралей, видны очень отчетливо. Хотя при более значительной предфиксационной обработке материала и сам автор убедился в том, что хромонемы «are clearly double», т. е. ясно двойные, структура, обнаруженная авторами, столь соблазнительна, что автор, не задумываясь, истолковывает ее как «double coiled spiral». . .

Правда, на рисунках, исполненных тушью (однако, совершенно ясно, что рисунки эти сделаны с препаратов, аналогичных тем, что сфотографированы, например, Оура), спиральная структура хромосом изображена и Дарлингтоном [8] (рис. 40 табл. IV).

«Кажущаяся» двойственность телофатических хромосом Дарлингтон объясняет тем, что хромосомы цилиндричны и, при рассматривании их в продольном оптическом сечении, стенки цилиндров якобы принимаются за две отдельных хроматиды. Впрочем, в этом отношении интересно возражение, которое Дарлингтону делает Шинке. Ведь в телофазах нити не только двойные, но в то же время и перекрученные друг вокруг друга. Следовательно, толкование Дарлингтона едва ли вообще имеет под собою какую-либо почву.

Ученица Дарлингтона, Эпкот, исследуя структуру хромосом в пыльцевых трубочках *Tulipa*, тоже обнаружила малые спирали. Эпкот, повидимому, данные С. Г. Навашина не были известны. С. Г. Навашиным в хромосомах пыльцевых трубочек *Lilium martagon* обнаружено по четыре нити. При этом С. Г. Навашин дал изумительные рисунки хромосом, на которых показано, что хромонемы состоят из ряда хромомеров. Данные Эпкот едва ли могут быть сравнены по тщательности изучения структур хромосом с данными С. Г. Навашина (ср. рис. 7 табл. I и рис. 34—35 табл. IV). Наличие малых спиралей в хромосомах пыльцевых трубочек поэтому все же остается под сомнением.

Суммируя все вышеприведенные данные с тем, что изложено выше, можно сделать следующее заключение:

1. Несомненно доказанным является наличие в метафатических мейотических хромосомах спирально закрученных хромонем «major spirals», «больших спиралей».

2. Многочисленные попытки показать, что эти большие спирали являются сложными, состоят в свою очередь из нитей, закрученных в более мелкие «minor spirals» «малые спирали» не дают в этом отношении сколько-нибудь убедительных доказательств.

3. Критическое рассмотрение различных данных, относящихся к доказательству существования малых спиралей, показывает, что все они основаны на том факте, что большие спирали в поперечном направлении испещрены «дисками».

4. Диски на хромонемах больших спиралей видны только в тех случаях, когда хромонемы не расщеплены.

5. В тех же случаях, когда большие спирали мейотических хромосом состоят из двух нитей, дисков обнаружить не удается. Нужно полагать, что слияние хромомеров при нерасщепленности нитей обусловливает возникновение дисков.

6. Данные о спиральной структуре хромосом в митозах меристем корешков столь противоречивы, а доказательства, приводимые по этому вопросу, столь малоубедительны, что нет никаких оснований в настоящее время для признания спирального расположения хроматид в хромосомах (подчеркиваю — речь идет только о хромосомах).

7. Возникновение поперечной исчерченности хромосом и в митозе и в мейозисе является единственным фактом, на основании которого различные авторы утверждают наличие малых спиралей в мейозисе и митозе. Для митоза на основании изучения структуры хромосом в анафазах мною было показано, что «диски», испещряющие хромосомы в поперечном направлении, возникают в результате слияния парных хромомеров, а для мейозиса к аналогичному выводу можно притти, исследуя документальные доказательства реальности существования малых спиралей.

Заключение

Подводя итоги исследования митоза, можно сделать следующие выводы:

1. В настоящее время морфологическая характеристика хромосом базируется, главным образом, на первичных и вторичных расчленениях хромосомных плеч. Исследования по морфологии хромосом обычно не затрагивают вопросов,

связанных с внутренним строением осевых частей хромосом, хотя методика исследования морфологии хромосом, предложенная Г. А. Левитским, и основана на дифференциальном окрашивании «чехлов» хромосом и осевых участков их.

2. Внутри хромосом имеются особые «скелетные» нити, являющиеся основой хромосом, возникающих в профазах, и составляющие остовы покоящихся ядер. Хромомеры профатических хромосом уже в предыдущих работах автора рассматривались как те центры, с которых в профазах начинается обрастание «скелетных» нитей хромосом хроматином.

3. Хромомеры, рассматриваемые как первичные центры отложения хроматина в определенных участках нитей, указывают на то, что в хроматине осевых частей хромосом могут существовать некоторые отличия. «Первичные» отложения хроматина на нитях — хромомеры — приурочены к определенным участкам нитей, а «вторичные» отложения хроматина не приурочены к определенным участкам нитей.

4. В мейотических хромосомах различие между «первично» и «вторично» отложенным хроматином сказывается, например, в различной растворимости его под действием паров аммиака. Первичные отложения хроматина, повидимому, более густы, хроматин в большей степени желатинирован, чем вторично отложенный хроматин.

Объяснить эти различия можно, основываясь на том, что более желатинированный первично отложенный хроматин расположен в непосредственной близости к скелетным нитям хромосом, т. е. к тем именно элементам, которые «активно» конденсируют хроматин.

5. Выявление морфологических различий между первичными и вторичными отложениями хроматина является основой, способствующей обнаружению внутренних структур осевых участков хромосом.

6. Применение тех методов, которые при исследовании мейозиса оказываются столь эффективными для обнаружения внутренних (спиральных) структур мейотических хромосом, т. е. применение предфиксационной обработки материала различными агентами, растворяющими хроматин, не дает вполне удовлетворительных результатов при обработке перед фиксацией целых корешков и не обеспечивает получения внутренних структур в митотических хромосомах.

7. Гисто-химическими приемами, т. е. подбором соответствующих фиксационных смесей и методов окрашивания, оказывается, нельзя еще обнаружить внутренние структуры в осевых частях митотических хромосом. Структуры эти, обусловленные различиями между первичными и вторичными отложениями хроматина, могут быть обнаружены в тех случаях, когда условия произрастания подопытных растений способствуют проявлению этих различий.

8. Повышение степени желатинизации хроматина, которое может быть вызвано, например, даже незначительным удушьем, разумеется, окажется фактором, который, «сгущая» хроматин, уменьшит различие между первичными и вторичными отложениями хроматина. Опыт, поставленный для выяснения влияния способов проращивания подопытного материала на структуру митотических хромосом, показал, что проращивание материала обычным путем, т. е. в воде, на фильтровальной бумаге или в горшках с землей, дает материал, в котором не удается обнаружить внутренних структур хромосом. С другой стороны, внутренние структуры хромосом — хромомеры — в митотических хромосомах, т. е. структуры, обусловленные различиями между первично и вторично отложенным хроматином, как правило, удается обнаружить в материале, который проращивался в опилках, смоченных водою или в эксикаторах при t° в 10—12° С. Проращивание материала в эксикаторах (над водою, а не в воде) показало, что опилки сами по себе, вернее те вещества, которые могут ими выделяться, не определяют проявления отличий между первичными и вторичными отложениями хроматина. Исключение удушья, даже и незначительного, хорошая аэрация, как фактор, предотвращающий возможную желатинизацию хроматина, способствует проявлению, конечно, при соответствующей гисто-химической обработке материала, морфологических отличий между первично и вторично отложенным хроматином.

9. Обнаружение внутренних структур хромосом в данном случае позволяет изучить характерные особенности определенных локусов их в отношении конденсации хроматина. Вскрытая таким путем внутренняя структура осевых частей митотических хромосом может быть использована для создания более точных морфологических характеристик хромосом, чем это оказывалось возможным до настоящего времени.

10. Изучение хромомеров спутничной хромосомы *Allium cepa* показало, что они индивидуальны. Просмотр значительного материала позволяет достаточно точно установить порядок расположения хромомеров в спутничной хромосоме (рис. 59—64 табл. VI). В малом плече спутничной хромосомы обнаружено пять хромомеров, а в спутнике, который прикрепляется к дистальному концу малого плеча, обнаружено два хромомера. В большем плече этой хромосомы обнаружено шестнадцать хромомеров.

Несомненно вообще, что все наблюдаемые в митозе хромомеры являются сложными (compound chromomeres), соответствующими ряду расположенных элементарных хромомеров ultimate chromomeres. Поэтому полученная морфологическая характеристика хромосомы только в некоторых отношениях может быть сравнена с теми картами хромосом, которые составляются теперь по методу Пайнтер для *Drosophila*.

Следует полагать, что даже самые мелкие из хромомеров спутничной хромосомы в митозе могут, повидимому, быть сравнены только с самыми сложными из дисков в хромосомах слюнных желез *Drosophila*. Хромомеры митотических хромосом, несомненно, аналогичны тем сложным хромомерам, которые в мейозисе у *Phrynotettix* исследованы Венрич [94]. Полученные данные следует рассматривать как развитие данных Венрич об индивидуальности хромомеров и приложении их к митотическим хромосомам растений.

11. Общее увлечение спиральными структурами хромосом заставляет авторов, наблюдавших спирали в мейотических хромосомах, а также и в телофазах митоза, искать спиральные структуры и в митотических хромосомах.

В анафазах митоза авторами описываются то одна спиральная нить (Дарлингтон), то якобы две (Гейтлер), то определенно две (Кувада и Кувада и Сакамура, Е. Сакс и К. Сакс и др.), то четыре (Небель, Гудспид и его сотрудники). Следует подчеркнуть то обстоятельство, что никем из выше названных и ряда других упомянутых в тексте авторов не показаны спирали вполне объективно и для одной определенной хромосомы набора. Имеются только указания на поперечную исчерченность в метафазах и анафазах, и поперечная исчерченность рассматривается как следствие спиральной структуры хромосом.

12. Возникновение поперечной исчерченности хромосом, возникновение маленьких дисков, расположенных поперек хромосом, мною исследовано у *Allium cepa* для спутничной хромосомы.

Зная расположение хромомеров в этой хромосоме, можно с уверенностью утверждать, что диски возникают в результате слияния парных хромомеров (см., например, рис. 59—64 табл. VI и схему на рис. 68—71 табл. VI).

В анафатических хромосомах в митозе имеется по две нити, а в метафатических хромосомах — по четыре нити, что особенно ясно видно при рассматривании метафатических хромосом, конечно, только в тех случаях, когда «чехол», а также и «вторичные» слои хроматина остаются не окрашенными (рис. 67, 60, 66 табл. VI).

13. Признание спиральной структуры хромосом в митозе совершенно не обосновано: диски, возникающие в результате слияния парных хромомеров в анафатических хромосомах хотя и испещряют хромосому в поперечном направлении темноокрашивающимися насечками, но насечки эти не являются оборотами спиралей. Совершенно непонятными остаются утверждения некоторых авторов о том, что хромомеры будто бы в действительности являются оптическими сечениями спиралей. Микрофотографии, приводимые различными авторами в качестве доказательств реальности существования малых спиралей, были подвергнуты критическому анализу. Для этого методом контратипирования были изготовлены фотографические копии с микрофотографий, опубликованных в работах Сакамура [73],

Кувада [45, 46, 47], Шинке [78, 79] Е. Сакс и К. Сакс [75], Като [33], Оура [72]. При пересъемке снимки улучшались, т. е. соотношение контрастов снимков усиливалось до требуемой степени, что в ряде случаев позволило обнаружить на микрофотографиях новые, не наблюдавшиеся авторами структуры.

Все без исключения микрофотографии, которые были изучены мною, свидетельствуют о том, что единственным фактом, на котором основано доказательство реальности существования малых спиралей в митозе и мейозисе, является то, что в хромонемах удается обнаружить поперечную исчерченность. Маленькие диски, расположенные поперек хромонем, которые действительно видны на всех микрофотографиях, не могут, однако, служить доказательством наличия double coiled spiral, т. е. дважды изогнутых нитей. Указанные диски вовсе не являются оптическими сечениями малых спиралей, как это утверждается всеми авторами, а представляют собою структуры, возникающие при слиянии парных хромомеров. Иными словами, исследование микрофотографий — документальных данных, которые должны служить доказательствами реальности существования малых спиралей в мейозисе, приводит к тому же выводу, что и непосредственное изучение структур митотических хромосом в корешках *Allium cepa*. В обоих случаях обнаружены не малые спирали, а диски, возникающие в результате слияния парных хромомеров.

14. Если спирализации нитей в хромосомах митоза, в нормальных хромосомах, нет, т. е. если «coiling» отсутствует, то «twisting», т. е. перевивание хроматид в митозе действительно имеет место. При этом у спутничной хромосомы *Allium cepa* обнаружено, что в ана- и метафазах место перекручивания хроматид постоянно. Оно происходит в бо́льшем плече между восьмым и десятым хромомерами (считая от проксимального конца большого плеча). Кроме того, на анафазах в корешках *Fritillaria Raddeana* показано, что перевивание дочерних половинок метафатических хромосом, будучи постоянным для определенных хромосом, не ликвидируется и в момент расхождения дочерних половинок хромосом к полюсам. Утверждения многих авторов о том, что дочерние половинки метафатических хромосом перед расхождением их к полюсам будто бы предварительно раскручиваются, лежат параллельно друг другу, и только затем уже отходят к полюсам, оказывается совершенно неверным. Перевивание дочерних половинок метафатических хромосом ликвидируется в течение анафазы только благодаря тому, что в анафазе они расходятся, несмотря на взаимное обвивание.

15. Если в анафатических хромосомах митоза нет спирально закрученных хроматид, то в телофатических ядрах спирали несомненно имеются. Повидимому, наличие спирально закрученных хроматид в мейозисе и в телофатических ядрах митоза, а также поперечная исчерченность ана- и метафатических хромосом в митозе, и направляли исследователей по ложному пути. Крайне соблазнительным, конечно, являлось истолкование поперечной исчерченности хромосом в мета- и анафазах митоза, как следствие спиральной структуры их, что, однако, не соответствует действительности. Спирали телофатических ядер в противоположность тому, что утверждают все авторы, работавшие по изучению спиральных структур митотических хромосом, вовсе не проявляются в телофазах при растворении основной массы анафатических хромосом, а возникают de novo в результате сильного сокращения хромосом в телофазах. Поэтому наличие спиралей в тело- и интерфатических ядрах никоим образом не может служить доказательством наличия спирально закрученных нитей в митотических хромосомах вообще.

16. Повидимому, без закручивания в спирали хромонемы могут сокращаться и в митозе и в мейозисе только до известной степени. Сокращение хромонем в митозе — от профазы до метафазы — обычно происходит без спирализации, нити просто укорачиваются, сжимаются. Но дальнейшее сокращение хромосом уже связано со спирализацией нитей. В телофазах митоза хромосомы, укорачиваясь, сокращаются за счет спирализации хромонем. По данным Беллинг то же имеет место и в мейозисе. В течение ранних профаз сокращение хромонем происходит без спирализации нитей, а в дальнейшем этот механизм укорачивания нитей оказывается недостаточным для того, чтобы обеспечить более значительное сокращение хромосом и, так же как и в телофазах митоза, оно осуществляется за счет спирализации нитей.

Литература

[1] Baranetzky I. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Ztg., 38, 1880. — [2a] Belar K. Cytologische Grundlage der Vererbung. Berlin, 1926. — [2] Belar K. Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. Ztschr. f. Zellforsch., 10, 1929. — [3] Belling J. Contraction of chromosomes during maturation division in *Lilium* and other plants. Univ. of California Public. Bot., vol. 14, № 14, 1928. — [4] Bonnevie K. Chromosomenstudien. I. Arch. f. Zellforsch., 1, 1908.—[5] Bonnevie K. Chromosomenstudien, III. Arch. f. Zellforsch., 6, 1911. — [6] Bridges. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics, 1, 1916. — [7] Carnoy. La biologie cellulaires. 1884. — [8] Darlington. Recent advances in cytology. 1933. — [9] Darlington. The internal mechanics of the chromosomes, I, II and III. Proc. of the Royal Soc. of London, ser. B, № 807, 1935. — [10] Darlington. The internal mechanics of the chromosomes. V. Cytologia, vol. 7, № 1—2, 1936. — [11] Делоне. Укорочение хромосом при охлаждении. Изв. Масловского селекц. инст., 1931. — [12] Элленгорн. Цитологическое изучение генетически значимых структур. Тр. по прикл. бот., сер. II, № 8, 1935. — [13] Элленгорн. К цитологии генетически значимых ядерных структур. Сов. бот., № 4, 1935. — [14] Элленгорн. О двух типах спирализации хромосом в мейозисе у *Rhoeo discolor*. Тр. БИН, сер. IV. Эксперим. ботан., вып. 3, 1937. — [15] Элленгорн, Прокофьева, Мёллер. Сложность строения хромомер *Drosophila* в ультра-фиолетовом свете. Докл. Акад. Наук СССР, I, № 4, 1935. — [16] Элленгорн. Хромомеры как показатели морфологических особенностей митотических хромосом. Биол. журн., т. VI, вып. 5, 1937. — [17] Farmer and Shove. On the structure and development of the somatic and heterotypic chromosomes of *Tradescantia virginica*. Quart. Journ. Micr. Soc., 48, 1905. — [18] Fernandes. Estudos cromosomas das *Liliaceas* e amariliadaceas. Bol. de Soc. Broteriana. Coimbra, 1931. — [19] Fujii, K. Оригинальное сообщение осталось неизвестным. Использованы цитаты из работ Kuwada, Shinke, Kato, Iwata, 1926. — [20] Geitler. Der feinere Bau der Chromosomen von *Crepis*. Ztschr. f. Zellforsch., 1, 1929. — [21] Geitler. Neueste Forschung über den Chromosomenbau. Der Zuchter, 11, 1935. — [22] Goodspeed, Uber and Avery. Chromosome structure in *Lilium longiflorum*. Univ. Calif. Publ. Bot., 18, 1935. — [23] Cuénot and Naville. Meiosis in *Drosophila*. La Cellule, 39, 1929. — [24] Heitz. Chromosomenstructur und Gene. Ztschr. Ind. Abs. Ver., 1935. — [25] van Herverden. Über die Kernstructuren in den Speicheldrüsen der *Chironomus*-lavre. Anat. Anz., 36, 1910. — [26] Hoare G. A comparative study of the chromosomes of the *Scilla nonscripta* during somatic and meiotic mitosis. La Cellule, 46, 1934. — [27] Horne de. Recherches sur la division de la cellule, 1. Arch. f. Zellforsch., 6, 1911. — [28] Huskins and Hearne. Meiosis in asynaptic dwarf oats and wheat. Journ. Royal Micr. Soc., 53, 1933. — [29] Huskins and Smith. Chromosome division and pairing in-*Fritillaria*. Journ. of Genetics, XLIII, № 3, 1934. — [30] Huskins and Smith. Meiotic chromosome structure in *Trillium erectum* L. Ann. of Bot., vol. 44, № 193, 1935. — [31] Ishii. Работа известна по реферату N. Shinke. Bot. Mag. Tokyo, vol. 45, 1931. — [32] Iwata. Chromosome structure in *Lilium*. Mem. Imp. Univ. Kyoto, vol. X, № 4, ser. B, 1935. — [33] Kato. Chromosome behaviour in the interkinesis, I. Mem. Imp. Univ. Kyoto, vol. X, № 4, ser. B, 1935. — [34] Kato and Iwata. Spiral structure of chromosomes in *Lilium*. Mem. Imp. Univ. Kyoto, vol. X, № 3, ser. B, 1934. — [35] Kaufmann. Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle, I and II. Amer. Journ. of Bot., 13, 1926. — [36] Kaufmann. Chromosome structure in *Drosophila*. Amer. Nat., vol. LXV, 1931. — [37] Koltzoff. Physikalisch-chemische Grundlage der Morphologie. Biol. Zt., 1928. — [38] Koltzoff. The structure of the chromosomes in the salivary glands of *Drosophila*. Science, 1934. — [39] Koshy. The structure and division of the somatic chromosomes of *Allium*. Nature, 131, 1933. — [40] Koshy. Chromosome studies in *Allium*. I and II. Journ. of Royal Micr. Soc., vol. 53 и 54, 1933. — [41] Козлов В. Е. Наблюдения над кинетохором у растений. Биол. журн., вып. IV, 1938. — [42] Кривенко. Кариологическое исследование репчатого лука. Тр. по прикл. бот., сер. II, № 8, 1935. — [43] Kuwada. On the structure of the anaphasic chromosomes in the somatic mitosis. . . etc. Mem. Imp. Univ. Kyoto, vol. 11, 1926. — [44] Kuwada. On the spiral structure of chromosomes. Bot. Mag. Tokyo, vol. 41, 1927. — [45] Kuwada. The double-coiled spiral structure of chromosomes. Bot. Mag. Tokyo, vol. 46, 1932. — [46] Kuwada. Behaviour of chromonemata in mitosis, II. Cytologia, vol. 5, 1934. — [47] Kuwada. Behaviour of chromonemata in mitosis, V. Cytologia, vol. 6, 1935. — [48] Kuwada and Nakamura. Behaviour of chromonemata in mitosis, 1. Mem. Imp. Univ. Kyoto, vol. IX, 1933. — [49] Kuwada and Nakamura. Behaviour of Chromonemata in mitosis, IV. Cytologia, vol. 6, № 1, 1934. — [50] Kuwada and Nakamura. Behaviour of chromonemata in mitosis, VI. Cytologia, vol. 6, № 2—3, 1935. — [51] Kuwada and Sugimoto. On the structure of the chromosomes in *Tradescantia virginica*. Bot. Mag. Tokyo, 40, 1926. — [52] Küster. Anisotropie der Zelle. Journ. Royal Micr. Soc., 1936. — [53] Левитский. Морфология хромосом. Тр. по прикл. бот., т. 27, вып. I, 1931. — [54] Levan. Cytological studies in *Allium*. II. Hereditas, XXI, 1932. — [55] Martens. Le cycle du chromosome somatique dans les phanerogames, I. La Cellule, 32, 1922. — [56] Martens. Recherche expérimentale sur la cinèse dans la cellule vivante. La Cellule, 38, 1927. — [57] Martens. La structure vitale du noyau et l'action des fixateurs. C. R. de l'Acad. d. Sci. Paris, 184, 1927. — [58] Martens. Les structures nucléaires et chromosomiques dans la cellule vivante et dans la cellule fixée. Bull. Hist., Appl. 23, 1928. — [59] Martens. Étude expérimentale des chromosomes sporocytaires dans le *Tradescantia*. Bull. Cl. Sci., 15, 1929. — [60] Martens. Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. La Cellule, t. 39, 1929. — [61] McClintock. Cytological observation of defi-

ciencies involving known genes. . . etc. Univ. of Missouri, Agr. Exp. St. Res. Bull., 163, 1931. — [62] Merriman. Vegetative cell division in *Allium*. Bot. Gaz., vol. 36, 1904. — [63] Miyake. Über Reductionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. Wiss. Bot., 48, 1905. — [64] Müller H. The problem of Genic mutation. Ztschr. f. Ind. Abst. Ver. Supp. 1, 1928. — [65] Naithani. Chromosome studies in *Hyacinthus orientalis*. Ann. of Bot., N. S., vol. 1, 1937. — [66] Навашин С. Г. Подробности об образовании мужских половых ядер у *Lilium Martagon*. Зап. Киевск. общ. естествоисп., т. XXI, вып. 1, 1910. — [67] Nawaschin S. G. Sur quelque indices de l'organisation intérieure des chromosomes. Receuil d'articles scientifiques dédié a Clément Timiriazeff. Moscou, 1916. — [68] Nawaschin S. G. Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monokotylen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 65, 1927. — [69] Nebel. Chromosome structure in *Tradescantiae*, I and II. Ztschr. f. Zellforsch., Bd. 16, H. 2, 1932. — [70] Nebel. Chromosome structure in *Tradescantiae*, IV. Cytologia, V, 1933. — [71] Nebel and Ruttle. Chromosome structure in *Tradescantiae*, VIII. Cytologia, vol. 6, № 4, 1935. — [72] Oura. A new method of unravelling the chromonema spirals. Ztschr. f. wiss. Mikr., Bd. 53, H. 1, 1936. — [73] Sakamura. Fixierung von Chromosomen mit siedendem Wasser. Bot. Mag. Tokyo, vol. XLI, 1927. — [74] Sands. The structure of the chromosomes in *Tradescantia virginica*. Am. Journ. of Bot., vol. X, 1923. — [75] Sax H. and Sax K. Chromosome structure and behaviour in mitosis and meiosis. Journ. Arnold Arboretrum, vol. XVI, № 4, 1935. — [76] Schaffstein. Untersuchungen über den Feinbau der Prophasenchromosomen in der Reductionsteilung von *Lilium martagon*. Ztschr. f. Zellforsch., 22, 1935. — [77] Schneider. Histologische Mitteilungen. III. Choromosomengenese. Festschrift R. Hertwig, 1910. — [78] Shinke. On the spiral structure of chromosomes in some higher plants. Mem. Imp. Univ. Kyoto, vol. V, № 2, 1930. — [79] Shinke. Spiral structure of chromosomes in meiosis in *Sagittaria aginaschi*. Mem. Imp. Univ. Kyoto, vol. IX, № 5, 1934. — [80] Shinke and Shigenaga. A histochemical study of plant nuclei in rest and mitosis. Cytologia, vol. 4, 1933. — [81] Shiwago. Über die Beweglichkeit der Fadenstructuren im lebenden «Ruhekerne» der Fröschenleukozyten. Biol. Ztg., 46, 1927. — [82] Sharp. Somatic chromosomes in *Tradescantia*. Amer. Journ. of Bot., 81, 1920. — [83] Sharp. An Introduction to cytology. 27d ed., 1926. — [84] Sharp. Structure of large somatic chromosomes. Bot. Gaz., 88, 1929. — [85] Smith F. The structure of the somatic and meiotic chromosomes of *Galtonia candicans*. La Cellule, 41, 1932. — [86] Strassburger. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kernteilung zur Zellteilung. Bonn, 1882. — [87] Taylor. Chromosome studies on *Gasteria*. Am. Journ. of Bot., vol. XVII, № 5, 1931. — [88] Telezynski. Cycle evolutif du chromosome somatique, I et II. Ac. Soc. Bot. Poloniae, vol. VII, 1930—1931. — [89] Trankowsky. Leitkörperchen der Chromosomen bei einigen Angiospermen. Ztschr. f. Zellforsch., Bd. 10, H. 4, 1930. — [90] Tschernoyarow. Über die Chromosomenzahl und besonderes beschaffene Chromosomen im Zellkerne von *Najas major*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 32, 1914. — [91] Tuan. Unusual aspects of meiotic and postmeiotic chromosomes of *Gasteria*. Bot. Gaz., 92, 1931. — [92] Upcott. The mechanics of mitosis in the pollen-tube of *Tulipa*. Proc. Roy. Soc. London, ser. B, № 822, 1936. — [93] Vejdovsky. Zum Problem der Vererbungsträger. Kön. Böhm. Ges. Wiss. Prag, 1912. — [94] Wenrich. The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus*... etc. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 60, 1916. — [95] Реферат доклада С. Г. Навашина на заседании Киевского общ. естествоисп. 18 VII 1910 на тему: «Наблюдения над делением ядер в соматических клетках *Fritillaria tenella*». Прот. засед. Киевск. общ. естествоисп. за 1910 г.

Ботанический Институт
Академии Наук СССР
Ленинград

J. E. ELLENHORN

A critical revision of mitosis in connection with the theory of the spiral chromosome structure

Summary

1. In the papers published in 1926—1930 by Kaufmann, Sakamura, Kuwada, Taylor and other authors the question as to the spiral structure of the chromosomes at meiosis was reconsidered. These investigations fully confirmed Baranetzky's data of 1880. The study of the spiral structure of the chromosomes at mitosis led to the discovery of a number of phenomena formerly unknown, as e. g. the changes in the directions in which the chromatids coil and the connection of this phenomenon with crossing-over, the presence of four threads in univalent meiotic chromosomes.

2. Within the same period Sharp, Telezynski carried out a most detailed investigation of the chromatid cycle in mitosis.

While making a sharp distinction between the terms and notions of «coiling» and «spiralisation», i. e. rolling up into a ring resp. forming a spiral and «twisting» i. e.

winding round (in the cited papers these terms are sometimes used not quite correctly) it is necessary to emphasize the fact that none of the mentioned authors detected any spirals in the chromosomes at mitosis.

3. With the investigation of the chromatids themselves the study of the spiral structure of mitotic and meiotic chromosomes entered into a new stage. As early as 1926 Fujii on having discovered in meiotic chromatids the presence of transversal striation, came to the conclusion that the observed «discs» were optical sections of spiralized threads, — a double coiled spiral. Thus according to Fujii the spirally coiled chromatids of meiotic chromosomes instead of being simple coiled threads are formed by leptotene threads having coiled into very fine spirals.

4. At the present time Fujii's view of the structure of chromonemata has become generally accepted. Some authors, Shinke (1930—1934) for instance, fully confirm his statements while other writers, as Kuwada, Kuwada and Nakamura are attempting to supplement them and to explain the whole chromatid cycle in mitosis and meiosis on the basis of «minor» spirals.

The works of Sax H. and Sax K. (1936) contain data bearing on the spiral structure of the chromosomes in mitosis and meiosis and taking as a starting point the conception of the «minor» spiral the attempt is made to find out the cause leading at the early phases of meiosis to conjugation of chromosomes. In a number of investigations Darlington also brings evidence in support of the actual existence of «minor» spirals in mitosis and meiosis and expresses various theoretical surmises on the mechanics of mitosis.

5. In literature the above questions are usually considered in connection with each other as belonging to the problem of the «internal chromosome structure». On the other hand it were mainly soviet scientists, i. e. S. G. Navashin's school, who developed the theory of chromosome morphology which gave rise to a whole branch of karyology, viz. karyosystematics. The criterion of the segmentation of the chromosome body into two arms is the position of kinetic constriction (primary constriction). The secondary constriction of each of the arms is due to the fact that the arms themselves may represent chromatin bodies which are not homogeneous throughout their whole length; in certain points there may be situated achromatic (or akinetic) constrictions (see G. A. Lewitski, 1931). For the purpose of examining the morphology of the chromosomes G. A. Lewitski has worked out a special method allowing of a different staining of the axial and peripheral areas of the chromosomes — their «envelopes».

6. According to the author's previous investigations the chromonemata of mitotic and meiotic chromosomes contain thinner proteinaceous threads representing morphologically continuous elements. These data agree with N. K. Koltsov's theoretical idea of chromosome structure and P. I. Zhivago's direct observations made in 1926.

Already in his previous papers the author expressed the opinion that chromomeres were centres where in the prophases the proteinaceous threads begin to overgrow with chromatin, elements reflecting the capacity of individual loci in the threads to condensate chromatin with greater intensity.

7. The chromomeres considered as primary centres of chromatin deposition in definite points of the threads denote that in the axial parts of the chromosomes there may be present certain differences of a physical order. The «primary» chromatin deposits, i. e., the chromomeres are confined to definite points on the threads and the subsequently deposited chromatin, its «secondary» deposits, constitute the main body of chromatin.

8. In meiotic chromosomes the difference between «primary» and «secondarily» deposited chromatin manifests itself in the different degree of solubility shown by the chromatin constituting the chromatids and the main mass of the chromosomes when these previous to fixation are treated with ammonia vapour. The chromonenata, i. e. the primary chromatin deposits appear to be denser, their chromatin being more gelatinized than the main mass of chromatin.

9. The knowledge of the morphological differences between primary and secondary chromatin deposits forms the basis for the discovery of the internal structure of the axial regions of the chromosomes.

10. The methods which prove in the study of meiosis so effective in the discovery of the internal (spiral) chromosome structures, i. e. pretreatment of the material with different chromatin dissolving substances, fail to yield fully satisfactory results when applied to root tips.

Histo-chemical methods alone, i. e. appropriate fixation and staining will not reveal the internal structure of the axial regions of chromosomes. These structures due to differences in the chromatin itself, differences of a physical order, which undoubtedly may be caused to a certain degree by the conditions under which the experimental plants are grown, are most obvious in the cases when the material is grown under conditions unfavourable to asphixia and consequently to increased gelatinization of the cell colloids.

«Condensation» of chromatin which may take place under conditions favourable to gelatinization of chromatin is likely to reduce the difference between «primary» and «secondarily» deposited chromatin and thus mask the internal structure of the axial regions of the chromosomes.

The bulbs were grown in sawdust slightly moistened with water at the temperature of 10—12° C. The root tips were fixed with Champy's solutions, the slides corroded for 24 hours with 1 p. c. dilution of $K_2Cr_2O_7$ and stained with gentian violet.

11. The disclosure of the internal chromosome structure in the given case makes possible the study of the characteristic peculiarities of certain loci in the skeleton threads, with regard to chromatin condensation. The internal structure of the axial parts of mitotic chromosomes revealed in this manner may by used in characterizing the morphology of chromosomes more exactly than it was possible until now.

12. The study of the chromomeres of the satellite chromosome in *Allium cepa* showed these chromomeres to be individual. The minor arm of the satellite chromosome in the specimen I had examined was found to contain five chromomeres, while the satellite possessed only two. In the major arm of this chromosome sixteen chromomeres were found. It must be noted that the terminal chromomeres generally stain differently from the rest being apparently heterochromatinous.

There is no doubt that all the chromomeres observed in mitosis, even the very smallest of them, are compound and of course not comparable with the «thin» discs observed in the chromosomes of the salivary glands of *Drosophila.*

The chromomeres of the mitotic chromosomes most probably correspond either to the most complex chromosome discs of the salivary glands or to a number of individual ultimate discs.

The obtained data are to be considered as a further development of Wenrich's (1916) data on the individual nature of the chromomeres of the meiotic chromosomes of *Phrynotettix*. In this case, however, there was investigated a vegetative object and secondly discovered the individual nature of the chromomeres of mitotic metaphase and anaphase chromosomes.

13. In the anaphase chromosomes there are two and in the metaphase chromosomes four chromonemata. A very careful study of the structure of the satellite chromosome of *Allium cepa* which allowed of mapping the distribution of the chromonemata found to be present and to establish their individuality has supplied me with every reason for making the statement that neither in the metaphase nor in the anaphase chromosomes there are any spirally coiled chromatids and that all the respective data are founded on superficial instead of a careful study of chromosome structure in mitosis. It has to be noted for instance that nobody among the authors gives a description or illustration of the spiral structure of any definite mitotic chromosome in the root-tips.

All the conclusions drawn concerning the spiral structure of mitotic chromosomes are founded solely on the fact that a number of authors succeeded in observing transverse striation (small discs) in metaphase as well as in anaphase chromosomes. These discs are generally considered by the authors as the coils of «minor» spirals, i. e. those very spirals into which the chromonemata of mitotic chromosomes are supposed to be coiled.

Being acquainted with the exact position of the chromomeres in the satellite chromosome of *Allium cepa* we are enabled clearly to show that the above described actually existing discs instead of being the coils or optical sections of the «minor» spirals are results of the fusion of paired chromomeres.

14. A number of microphotos published by several authors in order to illustrate the actual occurrence of «minor» spirals in mitosis and meiosis were subjected to critical examination. For this purpose copies of the illustrations were made by the method of contrast rerproduction. This method made it possible to perceive in the microphotos of other authors the same which I had observed in my preparations. The discs interpreted by the authors as coils of «minor» spirals also turned out to be chromomeres fused together or sometimes lying apart.

15. If in normal mitotic chromosomes there occurs no spiralization of the threads, i. e. coiling, there actually takes place twisting of chromatids. In the satellite chromosome of the investigated specimen of *Allium cepa* I could moreover ascertain that in the metaphases and anaphases the point where the chromatids twist remained constant. Twisting of the chromatids in the satellite chromosome, its major arm, takes place between the eighth and ninth chromomere from the proximal end. The constant twisting of chromatids, in my opinion, bears evidence of their bilateral structure. In relation to each other they can be arranged only in a definite manner and any change in symmetry (their bilaterality) that may occur at one ar the other point causes the chromatids to interwine so that on their whole extent their corresponding sides are facing each other.

16. The twisting of the daughter halves of the chromosomes is by no means undone previous to their anaphasic separation. For *Fritillaria Raddeana* I give a number of instances showing that before anaphase the daughter halves of chromosomes instead of lying parallel to each other are twisted in definite places characteristic of one or the other chromosome. During anaphasic separation the daughter halves of the chromosomes gradually glide off and no untwisting takes place.

17. If in the anaphase chromosomes at mitosis there are no spiralized chromatids, in the telophase nuclei on the contrary spirals undoubtedly are present. The presence of spirally coiled chromonemes in meiosis and in the telophatic nuclei at mitosis, as well as of transverse striation in anaphase and metaphase chromosomes at mitosis, seems to have diverted investigation into a wrong direction.

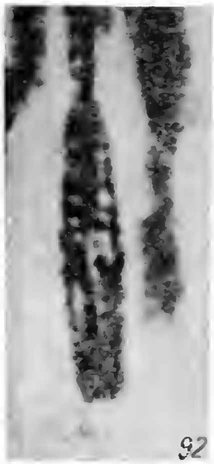
It was of course very tempting to explain the transverse striation in metaphase and anaphase chromosomes at mitosis as a consequence of their spiral structure, but this explanation does not agree with the facts.

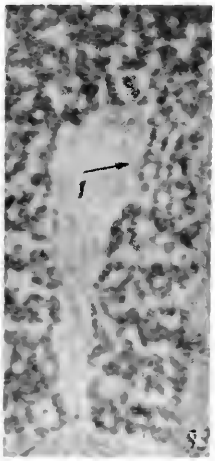
18. The spirals of telophase nuclei, contrary to the contention of many authors who investigated the spiral structure of mitotic chromosomes, instead of becoming apparent in the telophases at the dissolution of the main body of anaphase chromosomes arise de novo as the result of strong contraction of the chromosomes in the telophases.

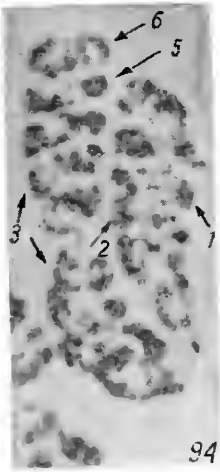
19. It must be supposed that the chromonemata without coiling into spirals are able to contract in mitosis as well as meiosis only to a certain degree. Contraction of chromonemes in mitosis from prophase to metaphase usually takes place without spiralization — the threads simply becoming shorter, contrasting. However further contraction in chromosomes, e. g. in the telophases, is connected with spiralization of the threads. In the telophases of mitosis contraction of the chromosomes is brought about through spiralization of the chromonemata.

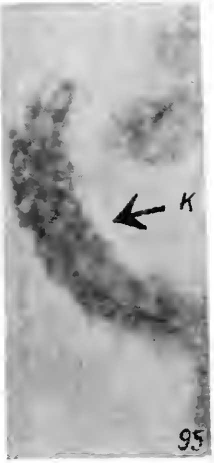
According to Belling's data the same takes place in meiosis. In the early prophases contraction of the chromonemes proceeds without spiralization of the threads, but at later periods this mechanism fails to secure further reduction of length in the chromosomes. Just as in the telophases of mitosis the chromosomes contract through spiralization of the chromonemata.

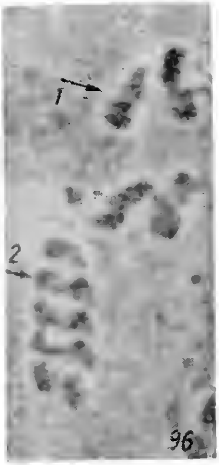
ТАБЛИЦА X (PLATE X)











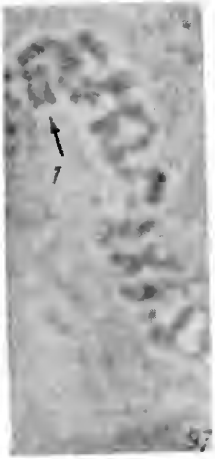
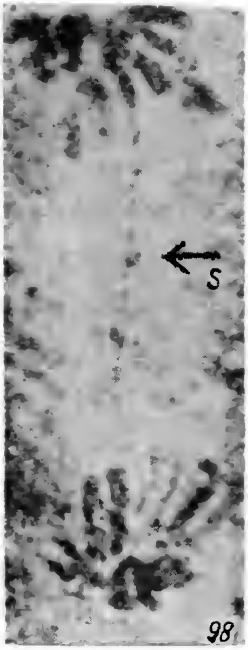


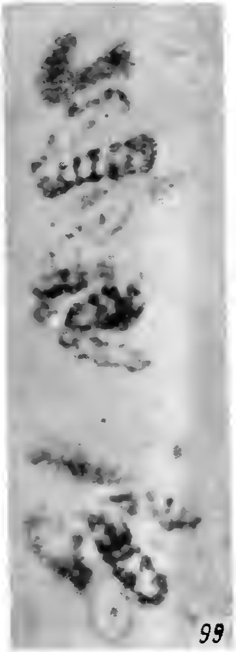
Рис. 92. Контратип с микрофотографии Upcott, 1936, иллюстрирующий структуру хромосом деления генеративного ядра. Рис. 93—94. Контратипы с микрофотографии Kuwada, 1932. Рис. 93. Мейотические хромосомы *Tradescantia* после обработки их парами аммиака и ацето-кармином. Стрелкой *1* отмечены полосы диффракции, возникшие, повидимому, вследствие слишком сильного диафрагмирования. Рис. 94. Стрелками *1* и *2* отмечен участок хромосомы, в котором видна двойственность хроматид и структуры, напоминающие хромомеры. Рис. 95. Контратип с микрофотографии Kuwada, 1935. Мейотическая хромосома. Стрелкой *К* автор отличает «спиральные» структуры; с моей точки зрения, это структуры, возникшие в результате вакуолизации. Рис. 96. Контратипы с микрофотографии Sakamura, 1927. На фото 96 стрелкой *1* отмечена поперечная исчерченность спирально изогнутой хроматиды, стрелкой *2* отмечено место, где происходит перекручивание 2 нитей, составляющих спираль. На фото 97 стрелкой *1* отмечены симметричные утолщения на нитях. Таким образом возникновение маленьких дисков, исчерчивающих в поперечном направлении большие спирали, даже на основании микрофотографий других авторов, может быть объяснено как результат слияния тех хромомер, которые имеются на нитях.

Fig. 92. Contratypic reproduction from Upcott's microphoto. Internal structure of chromosome of the pollen tube of *Tulipa* at mitosis. Fig. 93—94. Contratypic reproductions from Kuwada's microphoto (1932) of meiotic chromosomes of *Tradescantia* after pretreatment with ammonia vapour. Fig. 93. Arrow *1* marks the diffraction phenomena about the chromatids. Fig. 94. Arrows *1* and *2* marks the areas of chromoneme with their doubleness clearly observed and with chromomere like structure at each of these threads. Fig. 95. Contratypic reproduction from Kuwada's microphoto (1935) of a meiotic chromosome. This structure seems to be the result of chromatin vacuolisation. Fig. 96—97. Contratypic reproduction from Sakamura's microphoto (1927). Meiotic chromosomes of *Tradescantia*. In fig. № 96 arrows *1* and *2* marks the new structure revealed in this photo by means of contratypy. Arrow *1* paints at the chromosome with numerous transverse discs and arrow *2* at the twisting of two chromonemes of major spiral within their coils. In fig. 97 arrow indicates the doubleness of major spiral with chromomeres at each of these threads. The minor discs at the major spiral may be regarded as the result of fusion of chromomeres but not as minor spirals.

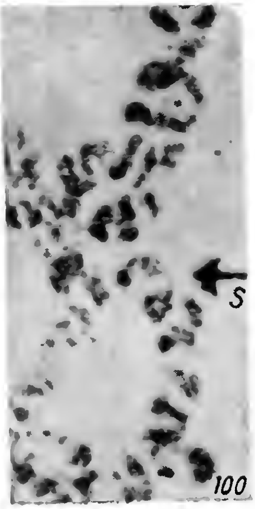
ТАБЛИЦА XI (PLATE XI)



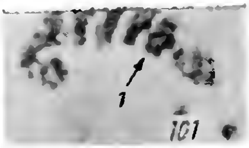
98



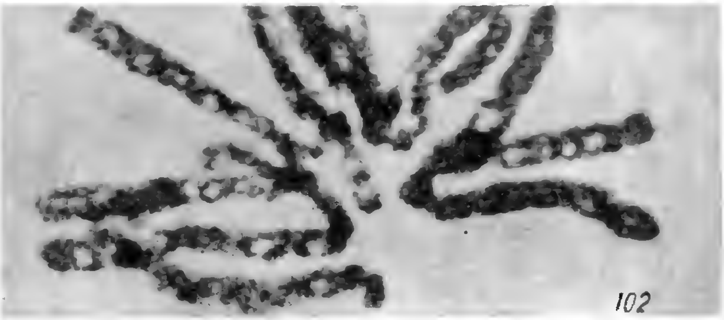
99



100



101



102

Рис. 98—99. Контратипы с микрофотографии Shinke, 1930. Стрелкою *S* отмечен автором . . .«chromosome-bridge which presents clearly the spiral aspect». Эти спирали, по моему мнению, мало чем отличаются от тех дисков, которые обнаружены мною на рис. 96 табл. X и отмечены стрелкой *1*.

Рис. 99. Спиральные структуры хромосом.

Рис. 100—101. Контратипы с микрофотографий Shinke, 1934. На фото 100 стрелкой *S* автор отмечает «double-coiled structure», т. е. единичную малую спираль. На фото 101 (деталь того же снимка) мною отмечена двойственность хроматиды, что исключает истолкование этих структур, предложенное Shinke. Рис. 102. Контратип с микрофотографии Sax H. and Sax K., 1935: «The anaphase chromosomes seem to show a double spiral». Однако, кроме «twisting», т. е. обвивания дочерних половинок анафатическим хромосомом, ничего похожего на малые спирали обнаружить не удается.

Fig. 98—99. The contratypic reproduction from microphoto of Shinke N., 1930.

Fig. 98. Meiosis in *Tradescantia*. By arrow *S* Shinke has indicated «. . .chromosome-bridge which presents clearly the spiral aspect».

These spiral may in reality be the same chromomere structure, as revealed in fig. 96 and 97.

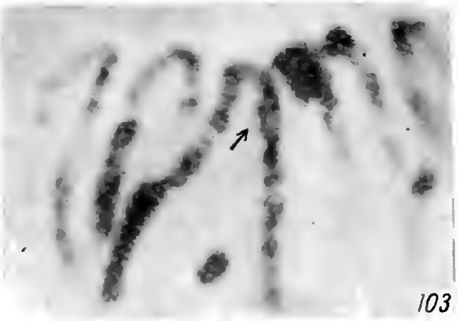
Fig. 99. Spiral structure of meiotic chromosome in anaphase — major spirals.

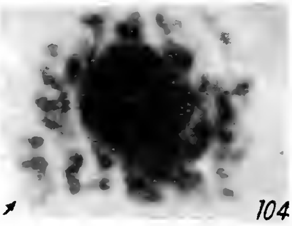
Fig. 100—101. Contratyped details from microphoto published by Shinke, 1934. Meiosis in *Lilium*.

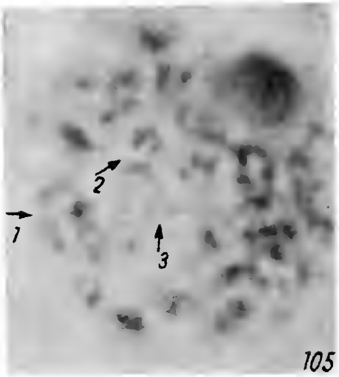
In fig. 100 the author indicates by arrow *S* «double-coiled structure», i. e. a single minor spiral. In fig. 101 (detail of the same photo) by arrow *1* Shinke has indicated the double nature of the some chromonemes, which contradicts Shinke's interpretation.

Fig. 102. The contratyped reproduction from microphoto published by Sax H. and Sax K. in 1935. According to the authors «. . .the anaphase chromosomes seem to show a double spiral». But on this photo only twisted chromonemes are visible and no minor spiral can be detected.

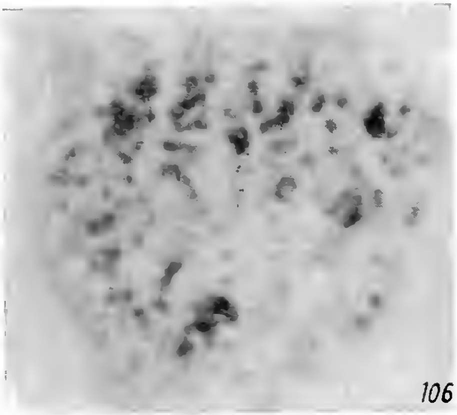
ТАБЛИЦА XII (PLATE XII)

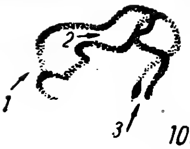

103


104



105


106



105а

Рис. 103—106.

Оригинальные микрофотографии.

Митоз в корешках *Allium cepa*, материал проращен в опилках, фиксирован Champy, окрашен генцианой-виолет.

Рис. 103—104. Увеличение 4000, а рис. 105—106 — 6000.

Рис. 103. Анафаза с хромомерами и двойственностью нитей.

Рис. 104. Телофаза. Видны спирали.

Рис. 105. Покоящееся ядро с рыхло расположенными хроматидами.

Рис. 105*а*. Схематический рисунок расположения хроматид, участки которых на рис. 105 отмечены стрелками *1*, *2* и *3*.

Рис. 106. Покоящееся ядро со спиральным расположением хроматид.

Fig. 103—106.

Original microphoto

Fig. 103—104 magnification 4000 × and 105—106—106—6000 ×. Mitosis in root-tips of *Allium cepa*.

Fig. 103. Mitotic anaphase with chromomere structure of chromosomes, no spiral is visible, the chromosome is clearly double.

Fig. 104. Mitotic telophase with spiralised chromonemes.

Fig. 105. Resting nucleus with loosely orientated chromonemes fig. 106. The arrangement of chromatids in the nucleus revealed by means of focussing.

Fig. 106. Resting nucleus with spiralised chromonemes.

ТОМ 25 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1940 № 3
TOME 25 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1940 № 3

А. С. ЛАЗАРЕНКО

Mnium heterophyllum (Hook.) Schwgr. — доледниковый реликт на Средне-русской возвышенности

С 1 картой

(Получено 10.I 1939)

Богатый событиями четвертичный период, как это уже не раз было установлено, отразился на распространении не только высших, семенных, растений, но также и споровых.

Вполне естественно, что наиболее изученные страны явились местом приложения фитогеографического исследования и, как это ни странно, но в СССР такими странами явились окраины Союза, как Крым и Дальний Восток, в то время как центральные области СССР остались к настоящему времени наименее изученными и поэтому наименее пригодными для выводов общего характера. Как пример того, что могут дать эти неисследованные области, может послужить наше сообщение.

Занимаясь семейством *Mniaceae* СССР, я обратил внимание на критический, забытый вид *Mnium submarginatum* Nawasch. et Zing., описанный Навашиным и Цингером в 1893 г. из нынешней Тульской области, так называемых Тульско-Веневских засек, со следующим диагнозом: «Dioicum; caule fertile surculque erectis, sterilibusve recurvis; foliis decurrentibus, ovali- et spatulati-oblongis, acuminatis, perichaetilibus anguste spatulato-lanceolatis, margine angustissimo concolore vix incrassato duplicato serratis; costa tenui sub apicem evanescente; areolatione, e cellulis exacte hexagonis obsolete porosis composita; capsula solitaria subinclinata ovali-ovata sub orificio rubrocincta; operculo alte convexo plus minusve distincte papillato». (Цингер Н. Материалы для бриологической флоры Тульской губернии). Киндберг (Kindberg [7]) этот вид свел в синоним *Mnium Drummondii* Br. eur., хотя уже выражение из диагноза: «foliis. . . duplicato-serratis» ясно указывало на принадлежность *Mn. submarginatum* к совершенно другой секции, а именно к секции *Polla*, и Цикендрат (Zickendrath [9]) вполне справедливо возражает против такого сведения, утверждая, что *Mn. submarginatum* Nawasch et Zing. является совершенно особым видом. Под *Mnium submarginatum* Nawasch. et Zing. приводит этот вид и Варнсторф в своей сводке по мхам России (Warnstorf [8]).

Больше ни в одной европейской сводке этот вид не упоминается, отсутствует он и в мировой сводке Бротеруса (Brotherus [5]).

В гербарии спорового отдела Ботанического института АН СССР оказался авторский образец этого вида со следующей этикеткой: *Mnium submarginatum* Nawasch. (См. Мат. для бр. фл. Тульск. г. Н. Цингер, № 57). Засека Тульско-Веневского лесничества, на гнилом стволе упавшего дерева. 1.V.90 г. Собр. С. Г. Навашин и Н. Цингер.

Внутрь пакета вложен также еще один пакетик с образцом и надписью: *Mnium hybridum* Nawasch.

Не возникает никакого сомнения, что в данном случае мы имеем дело если не с типом, то с котипом *M. submarginatum* Nawasch. et Zing.

При микроскопическом исследовании оказалось, что в обеих пробах находится (вместе с *Mnium stellare*) также и мох, вполне соответствующий описанию *Mn. submarginatum* Nawasch. et Zing. и вместе с тем относящийся к ранее известному виду — *Mnium heterophyllum* (Hook.) Schwgr.; таким образом *Mnium submarginatum* следует считать синонимом *Mnium heteropyllum*.

Кроме выяснения действительного названия, огромный интерес представляет распространение этого вида как в пределах СССР, так и вне их. Ближайшее местонахождение *Mn. heterophyllum* известно на западном Закавказье, далее из Приморской области советского Дальнего Востока, затем ареал *Mn. heterophyllum* простирается к югу через Китай (провинции Ганьсу и Шенси) в Гималаях.

На Кавказе *Mnium heterophyllum* встречается в трещинах известковых скал, на тенистых, покрытых гумусом, скалах и на гниющей древесине в лесах нижнего, среднего и верхнего лесного пояса, заходя также и в альпийский пояс; преимущественно распространен этот вид в буковых и пихтово-буковых лесах. Перечислим пункты, известные по данным Бротеруса (Brotherus [4]) и материалам Д. К. Зерова:

Краснодарский край, Красная Поляна, гора Аибга.

Осетия: Ларс, р. Терек; Орджоникидзе.

Абхазия: р. Скурча; р. Секен; гора Хипста; р. Гвандра; Сухуми.

Сванетия: между р. Невскра и р. Секен; Бечо, Лашкети.

Рача: Они.

Имеретия: Опрчети и Меквени над р. Рион.

Карталиния: Боржоми и Абас-туман.

На Дальнем Востоке *Mnium heterophyllum* известен из Приморской области: Южный Сихоте-алин, хребет Тачинчжан, р. Сядчингоуза, кедрово-широколиственный лес (Б. Колесников).

В Китае *Mnium heterophyllum* известен на севере провинции Ганьсу и в провинции Шенси (Kabiersch [6]). В северо-западных Гималаях Кабирш (Kabiersch [6]) указывает следующие местонахождения:

Округ Хазара, долина Каган, 12000 футов; Инагат.

Округ Джаунсар, близ Мандали, 8000—9000 фут.; Деота, 9000 фут.; близ Кидарканта.

Округ Симла: Колкар, 6000—7000 фут.; Симла 7000 фут.; regio temperata.

Округ Тигри Гарваль.

Непал.

Кроме этого имеется еще одно неподтвержденное указание (Bryologia europaea, fasc. V, p. 24) о нахождении *Mnium heterophyllum* в Северной Америке.

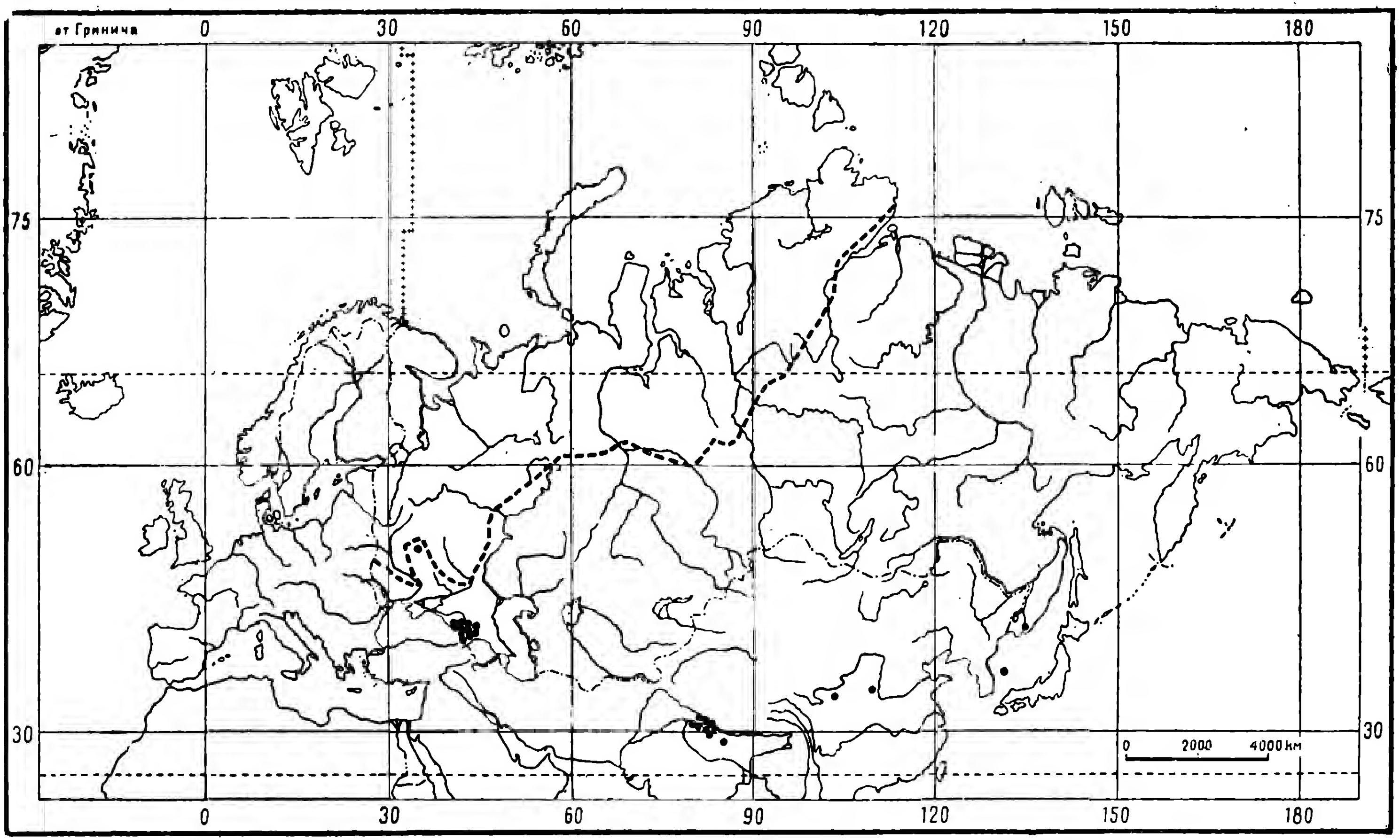
В северо-восточной Азии распространен также еще один вид — *Mnium sapporense* Besch., близкий к *Mnium heterophyllum* и иногда принимаемый за его разновидность:

Приморский край: Ворошилов, Владивосток, хребет Тачинчжан.

Япония: Хоккайдо, Хондо, Формоза.

Из приведенного распространения и прилагаемой карты ареала явствует, что *Mnium heterophyllum* является высокодизъюнктивным видом, в преобладающей части своего ареала распространенным в горных странах. Второй особенностью его распространения является приуроченность к областям, избежавшим сплошного оледенения.

Восточная Азия и западное Закавказье известны как центры консервирования третичной флоры во время четвертичного оледенения, особенно действенными в сохранении флоры умеренного типа, которая с миоцена и до наступления ледникового периода заселяла весь север евразиатского континента. Поэтому вполне понятна наблюдающаяся общность среди лесных видов восточной Азии, с одной стороны, и Кавказа, с другой. В качестве примеров таких общих видов я уже приводил (Лазаренко [3]) мхи: *Mnium immarginatum* и *Mnium heterophyllum* и из семенных растений *Osmorrhiza amurensis*, причем алтайские местонахождения, как избежавшие оледенения, рассматривались тоже как реликтовые. Само собою разумеется, что и Веневское местонахождение третичного *Mnium heterophyllum* с такой точки зрения должно рассматриваться тоже как реликтовое, особенно если вспомнить, что между кавказскими и веневскими местонахождениями промежуточные неизвестны. Впрочем, если бы таковые и стали известны, то это не смогло бы особенно изменить высказываемую нами точку зрения.



- - - — граница оледенения
● — местонахождения *Mnium heterophyllum* (Hook.) Schwgr

Так называемые Тульско-Веневские засеки расположены на территории Среднерусской возвышенности, как известно не несущей на своей поверхности следов оледенения и, очевидно, никогда не покрывавшейся льдами максимального оледенения, которое двумя языками — днепровским и донским — обтекало ее с востока и запада. Таким образом существовали условия для растительности умеренного или, по крайней мере, холодно-умеренного типа с широкой жизненной амплитудой пережить периоды с пониженной температурой (для лесных мхов понижение температуры не должно играть такой роли, как понижение влажности воздуха, в виду того, что мхи из-за незначительного роста в состоянии использовать все благоприятные возможности микроклимата). Поэтому вероятность сохранения *Mnium heterophyllum* в Веневских засеках с доледникового времени in situ вполне допустима, хотя необходимо для этого также и непрерывное существование довольно густых древесных насаждений или, по крайней мере, кустарниковых зарослей. Местообитания в альпийской полосе (например гора Хипста, в трещинах известковых скал, собрал Д. К. Зеров) указывают на то, что *Mnium heterophyllum* может уживаться в довольно неблагоприятных для лесного вида условиях, отчасти приближающихся к условиям перигляциальных областей. Впрочем имеются данные (Сукачев, 1938) также о существовании древесных пород (очевидно и насаждений, приближающихся к современным лесным) и по близости от ледника. Более точно датируя местообитание *Mnium heterophyllum* на Среднерусской возвышенности, следует принять во внимание современный горно-лесной характер его остальных местообитаний и признать, что такой характер для *Mnium heterophyllum* является исконным. В таком случае Веневское местообитание следует синхронизировать со временем отступания горно-лесной флоры перед ледниковым фронтом, то-есть с постплиоценом.

Интересно кратко остановиться на распространении лесного мха *Atrichum* (*Catharinaea*) *Hausknechtii*, также найденного на Среднерусской возвышенности в Тульской области.

Atrichum Hausknechtii имеет следующее распространение: северная (Финляндия и Норвегия), средняя Европа, Европейская часть СССР (Тульская, Калининская и Московская области), Кавказ, Красноярский край (р. Енисей), Дальний Восток (Хабаровский и Приморский края), Япония и Северная Америка. Ареал этого вида, будучи дизъюнктивным, вместе с тем не избегает областей оледенения, т. е. является не ригидным, а пластичным, после оледенения распространившимся из убежищ на эрратические территории.

Вполне вероятно, что местонахождения *Atrichum Hausknechtii* в Московской и Калининской областях (а может быть и Финляндии), т. е. в эрратических областях, обязаны своим происхождением именно тульскому убежищу. Московское и Калининское местонахождения в таком случае следует рассматривать как межледниковые, а Финляндское — как послеледниковое.

Тульские засеки являются убежищем для ряда высших растений, как, например, *Dentaria tenuifolia*, рассматриваемой Бушем (Буш [1]) как доледниковый реликт, *Cotoneaster integerrima*, папоротник *Dryopteris Robertiana* и др. Характерным фактом является то обстоятельство, что в убежищах почти всегда бывает находим целый ряд редких растений, распространение которых резко отличается от прочих; такое явление естественно не может быть случайным, а обусловливается причинами историческими. Нахождение же реликтовых споровых растений, с одной стороны, помогает нам более полно воссоздать картину древней растительности, а с другой, убеждает нас в том, что споровые растения, в частности мхи, обнаруживают те же закономерности, что и семенные растения и могут служить объектом историко-ботанического исследования. Остается только пожелать, чтобы советские бриологи вплотную подошли к изучению законов распространения мхов в СССР, обратив внимание на интересные в флористическом отношении центральные области СССР, в первую очередь на Средне-Русскую возвышенность как ключ к познанию этих законов.

Литература

[1] Буш Н. А. *Cruciferae*. Флора Сибири и Дальнего Востока. 1915.— [2] Лазаренко. А. С. Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока. Юбилейный сборн. В. Л. Комарову. 1939. — [3] Цингер Н. Материалы для бриологической флоры Тульской губ. Тр. СПб. общ. естествоисп., XXIII, 1893. — [4] Brotherus V. F. Enumeratio muscorum Caucasi. Acta soc. sc. Fenn., XIX, 1892. — [5] Brotherus V. F. Musci in E. P. Die nat. Pflanzenfam., X, 1924. — [6] Kabiersch W. Studien über die ostasiatischen Arten einiger Laubmoosfamilien. Hedwigia, 76, H. 1/2, 1936. — [7] Kindberg N. C. European and N. American *Bryineae* (Mosses). 1897.— [8] Warnstorf C. Zur Bryogeographie des Russischen Reiches. Hedwigia, LII, 1912. — [9] Zickendrath E. Beiträge zur Kenntnis der Bryoflora Russlands. Bull. Soc. Nat. Moscou, XIV, 1900.

Алма-ата
Государственный университет
Ботанический кабинет

ТОМ 25 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1940 № 3
TOME 25 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1940 No 3

И. Т. ВАСИЛЬЧЕНКО

Материалы к изучению многолетних люцерн западного Тянь-шаня

С 1 рисунком

(Получено 20 XII 1939)

> «Но есть случаи, которых я здесь не буду перечислять, когда возникает значительное затруднение при разрешении вопроса, имеем ли мы право признать известную форму за разновидность другой, хотя бы они были ясно связаны промежуточными звеньями. Даже не всегда удается обойти эти затруднения при помощи обычного приема — признания промежуточных форм за помеси». (Стр. 143.) Ч. Дарвин. Происхождение видов (1937).

Западный Тянь-шань, как известно, является областью чрезвычайного разнообразия многолетних люцерн (из группы *Medicago sativa* L., s. l.). Это в особенности относится к северо-западным ветвям тянь-шанской горной системы (Таласский Алатау, Каратау). Прежде всего я считаю необходимым отметить здесь нахождение в диком виде синей люцерны (*M. sativa*). Дикой на западном Тянь-шане ее следует считать, как мне кажется, потому, что она является здесь обычным компонентом естественного растительного покрова и образует богатейшие злаково-люцерново-разнотравные луга (в древесно-кустарниковой зоне). Кроме того, морфологически дикая *M. sativa* резко отличается от окружающих западный Тянь-шань культурных типов синей посевной люцерны. Отличие это прежде всего сказывается в присутствии самым различным образом окрашенных венчиков у *M. sativa*, что неизвестно у культурных типов синей люцерны в Средней Азии. Здесь можно наблюдать оттенки всевозможных окрасок (кроме красной) — можно найти цветы желтые, белые, сиреневые, розовые, синие, зеленые, фиолетовые, пурпуровые и т. д.

Разнообразие окраски цветов у дикой люцерны на западном Тянь-шане, насколько мне известно, впервые было установлено Н. В. Павловым, собравшим здесь в 1931 г. значительное количество растений *M. sativa* и отметившим окраску их венчиков в гербарии. Однако Н. В. Павлов, не занимаясь специально люцернами, ограничился лишь определением своего материала и передачей его в гербарий Ботанического института Академии Наук, где я и имел возможность ознакомиться с ним. Дикая *M. sativa* отмечалась на западном Тянь-шане и М. В. Культиасовым [2]. Однако, М. В. Культиасов, повидимому, не решился отнести виденную им пестроцветную дикую люцерну к *M. sativa* и в приводимых им списках оставил ее без видового обозначения (просто как *Medicago*). Вполне возможно, что здесь мы действительно имеем вид особый, отличающийся от *M. sativa* в узком смысле слова (т. е. от культивируемой синей люцерны). В таком случае вид этот по справедливости должен получить название «тяньшанской люцерны» (*M. tianschanica* m.).[1] Вопрос этот, однако, нуждается в особом изучении.

Выше уже отмечалось большое разнообразие окраски цветов у дикой *M. sativa* на западном Тянь-шане. Однако, это, как известно, обычно объясняется гибридизацией (*M. sativa* × *M. falcata*). И В. Л. Голодковский, изучавший западнотяньшанскую люцерну на плато Джелганата в горах Каратау, объяснил ее происхождение именно естественной гибридизацией культурной *M. sativa* с дикой *M. falcata* [3], приведшей к массовому развитию промежуточных (по окраске венчиков и др. признакам) «гибридных» типов.

---

[1] *M tianschanica* m. a *M. sativa* leguminibus ± annularibus et corollis versicoloribus differt.

Между тем мне кажется, что объяснение разнообразия окраски цветов дикой западнотяньшанской люцерны естественной гибридизацией (*M. sativa* × *M. falcata*) наталкивается на ряд затруднений. Прежде всего необходимо отметить, что в местах массового распространения «гибридов» (напр., на западе Таласского Алатау, Пскемском хребте, повидимому, Каратау и др.) *M. falcata* не найдена. Собиравшаяся здесь ботаниками желтоцветная люцерна должна быть отнесена к *M. sativa*, так как она имеет выдержанно кольцевидно-спиральные бобы и связана серией тонов промежуточной окраски венчика с *M. sativa*, не отличаясь, к слову сказать, от последней ни географически, ни даже, повидимому, экологически. Второй компонент при возможной гибридизации — культурная синяя люцерна, широко распространена в области западного Тянь-шаня, однако, как установлено [4] она не обнаруживает никаких признаков гибридизации с *M. falcata*.

Как известно, экспериментально доказана возможность получения гибридов *M. sativa* × *M. falcata* [5, 6]. В Средней Азии, однако, не найдено видимых признаков естественной их гибридизации, даже при условии тесной близости культурной синей люцерны и дикой желтой (пример: «семиреченская» синяя люцерна).

Новейшие исследования, как кажется, приоткрывают эту таинственную завесу. Установлено [7], что гибридизация люцерн является далеко не столь «обязательной» и «массовой», как это ранее предполагалось. Люцерна, как оказалось, обладает избирательной способностью при оплодотворении: если отцовские растения, благодаря истории своего происхождения, соответствуют биологическим требованиям материнского растения — оплодотворение происходит; если же пыльца отцовского растения не соответствует биологическим требованиям материнского растения — последнее самооплодотворяется, а при отсутствии своей пыльцы — остается неоплодотворенным.

Кроме того, необходимо отметить изменение окраски венчиков у люцерн «во времени и в пространстве» независимо от гибридизации. «Во времени» окраска изменяется в ходе развития цветка — его онтогенезе. Так, например, у *M. falcata* очень часто нераспустившиеся бутоны являются синевато-зеленоватыми, причем эта окраска часто удерживается и у распустившихся цветов, в особенности на верхушках лепестков, причем это явление наблюдается даже в местностях, где возможное влияние *M. sativa* крайне проблематично (в Сибири, Забайкалье и др.). «В пространстве» окраска изменяется географически — именно пестрота окраски — полихроизм — убывает к северу и к югу от места ее наибольшего варьирования, которым в Средней Азии является западный Тянь-шань, а, например, на Кавказе — центральное Закавказье [8]. Кроме того, возможно, что пестрота окраски (или быть может оттенков в окраске) изменяется и под влиянием метеорологических условий отдельных лет.

Следует также отметить, что, повидимому, гибриды (*M. sativa* × *M. falcata*) имеют специфические оттенки в окраске (также разнообразной) их венчиков. По крайней мере Бранд [12], изучая вариации в окраске венчика у американских люцерн типа «Гримм», отмечает, что «. . .характерные черноватые или как бы закопченные цветки, которые встречаются в таком изобилии у гибридов дикой *M. falcata* с культурной *M. sativa*, очень редки у люцерны «Гримм» (как раз известной пестротой окраски венчиков. *И. В.*). Я наблюдал в Ташкенте (на Центральной селекционной станции Союз НИХИ) и в г. Алма-ата (Казахский Институт земледелия) экспериментально полученные гибриды (*M. sativa* × *M. falcata*) с Краснокутской опытной с.-х. станции и из Омска, которые имели, как мне кажется, особую гамму в окраске цветов (в общем составленную более тусклыми тонами), несколько отличный характер бобов (нередко серповидных) и некоторые другие признаки, отличные от таковых у пестроцветной дикой тяньшанской люцерны. В отношении степени свернутости бобов у западнотяньшанской дикой *M. sativa* необходимо отметить следующее.

В. Л. Голодковским (l. c.) в Каратау был произведен сбор бобов дикой люцерны в целях определения гибридной ее природы. Бобы были собраны с растений, имеющих различно окрашенные венчики, а именно 1) с растений с чисто сине-фиолетовой окраской венчика, 2) подряд со всех растений, не обращая внимания на окраску венчика и 3) с растений с желто-зеленой окраской венчика. С каждой из этих трех групп были взяты средние пробы по 600—700 штук бобов и подсчитано число бобов различной формы. В пределах каждой группы бобы были разбиты по своей форме на шесть классов ($^1/_2$, $^3/_4$, 1, $1^1/_2$, 2 и $2^1/_2$ оборота).

Результаты получились следующие (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Соотношение окраски венчика и степени свернутости боба

Характер оборотов	$^1/_2$	$^3/_4$	1	$1^1/_2$	2	$2^1/_2$	Всего
	Число бобов:						
Окраска венчика							
I. Группа растений с сине-фиолетовыми венчиками	76	89	115	265	88	11	644
II. Группа растений — популяция с различно окрашенными венчиками	100	107	121	238	50	4	620
III. Группа растений с желто-зелеными венчиками	211	137	174	164	31	0	717
Итого	387	333	410	667	169	15	—

Путем математической обработки полученных данных В. Л. Голодковский показывает, что даже растения с сине-фиолетовыми цветами являются гибридами и дают расщепление по форме бобов, растения же с желто-зелеными венчиками есть сложные гибриды *M. falcata* с первым поколением гибридов *M. sativa* × *M. falcata*. Однако, как мне кажется, выводы В. Л. Голодковского, при всем интересе его данных, нуждаются в коррективах. Дело в том, что согнутость боба у люцерн — явление динамическое, изменяющееся в ходе онтогенеза боба — в его развитии вплоть до созревания. В самом раннем возрасте завязи, как известно, почти прямые, даже у *M. sativa*, и лишь позднее начинается их сгибание. Однако, это сгибание идет неравномерно, и иногда конечные фазы сгибания боба под действием, как мне кажется, неблагоприятных местных условий (экологических или метеорологических) выпадают, и у *M. sativa* наблюдаются мелкие, как бы уродливые, недоразвитые, но все же серповидные бобы. Кроме того, дикая пестроцветная западнотяньшанская люцерна отличается слабой свернутостью бобов вообще — бобы здесь по преимуществу свернуты в 1—$1^1/_2$ оборота, а в незрелом виде дают и неполный оборот, в период же полной зрелости встречаются бобы и с двумя оборотами.

В виду этого математическая обработка степени свернутости бобов (произведенная В. Л. Голодковским) могла бы быть доказательной лишь при условии совершенно одинаковой и полной зрелости бобов и при учете всех местных влияний на ход их созревания. Между тем, поскольку работа на Джелганата велась по другой теме (по тау-сагызу) и как раз в период цветения люцерны, то трудно допустить, чтобы работники экспедиции могли заняться столь трудоемкой и посторонней для них работой (и притом по существу стационарной), как изучение процесса созревания бобов у растений люцерны с различной окраской венчиков. Ясно, что материал (как и во всякой экспедиции) был взят «на ходу» и столь же быстро (без опытной культуры) обработан. Цифры, полученные при этой обработке, как мною уже указывалось выше, весьма интересны, они, как мне кажется, как раз подтверждают высказанное мною замечание о слабой свернутости бобов у дикой *M. sativa* на западном Тянь-шане: во всех группах, принятых В. Л. Голодковским, подавляющее количество бобов дает около 1—$1^1/_2$ оборота. Что касается повышенного числа серповидных бобов у растений с желто-зелеными венчиками, то здесь прежде всего необходимо отметить, что по наблюдениям самого же В. Л. Голодковского среди растений люцерны с различно окрашенными венчиками наблюдается различие и в отношении срока цветения: растения со светлосине-фиолетовыми венчиками зацветали в более раннее время, нежели другие, и как раз именно эта группа дала и наибольшее количество вполне развитых бобов (т. е. свернутых в 1—$1^1/_2$ оборота). Растения же с желто-зелеными венчиками на западном Тянь-шане имеют обычно свернутые бобы (в зрелом состоянии), в гербарии Ботанического института Академии Наук имеются подобные экземпляры, и сам я собирал их в заповеднике Аксу-джебаглы. При этом необходимо заметить, что в полосе контакта дикой *M. sativa* и *M. falcata* изредка наблюдаются, как мне кажется, и типы, действительно представляющие собою естественные гибриды обоих видов. Типы эти наблюдаются вблизи мест культуры *M. sativa* (при условии близости и *M. falcata*), в районах лучшего увлажнения (например, близ г. Алма-ата). Гибриды эти имеют, с моей точки зрения, специфические особенности, отличающие их от пестроцветной дикой синей люцерны западного Тянь-шаня, как, например, более тусклая окраска венчика, рыхлые кисти, присутствие широких серповидных бобов (на ряду с кольцевидными) и т. д. Подобное впечатление у меня осталось и от наблюдения экспериментально полученных гибридных типов (см. выше). Однако, изучить более близко этот вопрос я не имел возможности. Но, если даже допустить гибридное происхождение дикой пестроцветной люцерны на западном Тянь-шане, то и в этом случае она представляет собою весьма интересный объект для дальнейшего (в особенности экспериментального) изучения, а также для практики. Дело в том, что люцерна эта представляет большое разнообразие в отношении характера и высоты стеблей, формы кустов, ветвистости, облиственности, величины и формы листочков и т. д. Несомненный интерес представляют и биологические ее особенности, как, например, способность прекрасно развиваться при большой каменистости почвы, вплоть до произрастания на скалах, устойчивость в отношении грибных заболеваний, а возможно и поражения повиликой — только в одном случае мною был найден куст люцерны, имевший мучнистый налет на листьях, и не более как в 1—2 случаях была собрана люцерна, пораженная повиликой. Несколько быть может чаще (но тоже редко!) я замечал ржавчинные грибки на листьях. Необходимо также отметить, что у некоторых типов люцерны наблюдались ползучие горизонтальные стебли, напоминающие корневища, чем было обусловлено до известной степени «диффузное» распространение люцерны в травостое в этих случаях. Подобное явление было, например, замечено мною близ с. Ново-Николаевского в Тюлькубасском районе Южно-Казахстанской области на сенокосах на северных склонах холмов близ села (1100—1200 м над ур. м.).

Углубленное изучение всего разнообразия дикой люцерны на западном Тянь-шане без сомнения является одной из весьма важных в практическом отношении задач.

В диком виде многолетняя «синяя» люцерна (*M. sativa*) в наибольшей массе и разнообразии распространена на западном Тянь-шане в древесно-кустарниковой зоне.[1] Именно с эволюцией мезофильного ядра древесно-кустарниковой растительности я считаю тесно связанной эволюцию и *M. sativa*. Мысль эта (по другому, правда, поводу) отчетливо выражена И. М. Крашенинниковым [10], который отмечает (стр. 85) «. . .несомненно вместе с передвижением древесных пород совершались не менее сложные миграции травянистых форм, сочетавшихся в определенные флористические комплексы, которые приурочивались в отдельных этапах своего развития к соответствующим типам лесной растительности».

Наиболее примитивными (в смысле древности, а не простоты организации) типами дикой *M. sativa* следует считать, с моей точки зрения, высокорослые крупно-

---

[1] Зональность растительного покрова западного Тянь-шаня везде ниже дана по М. В. Культиасову [2].

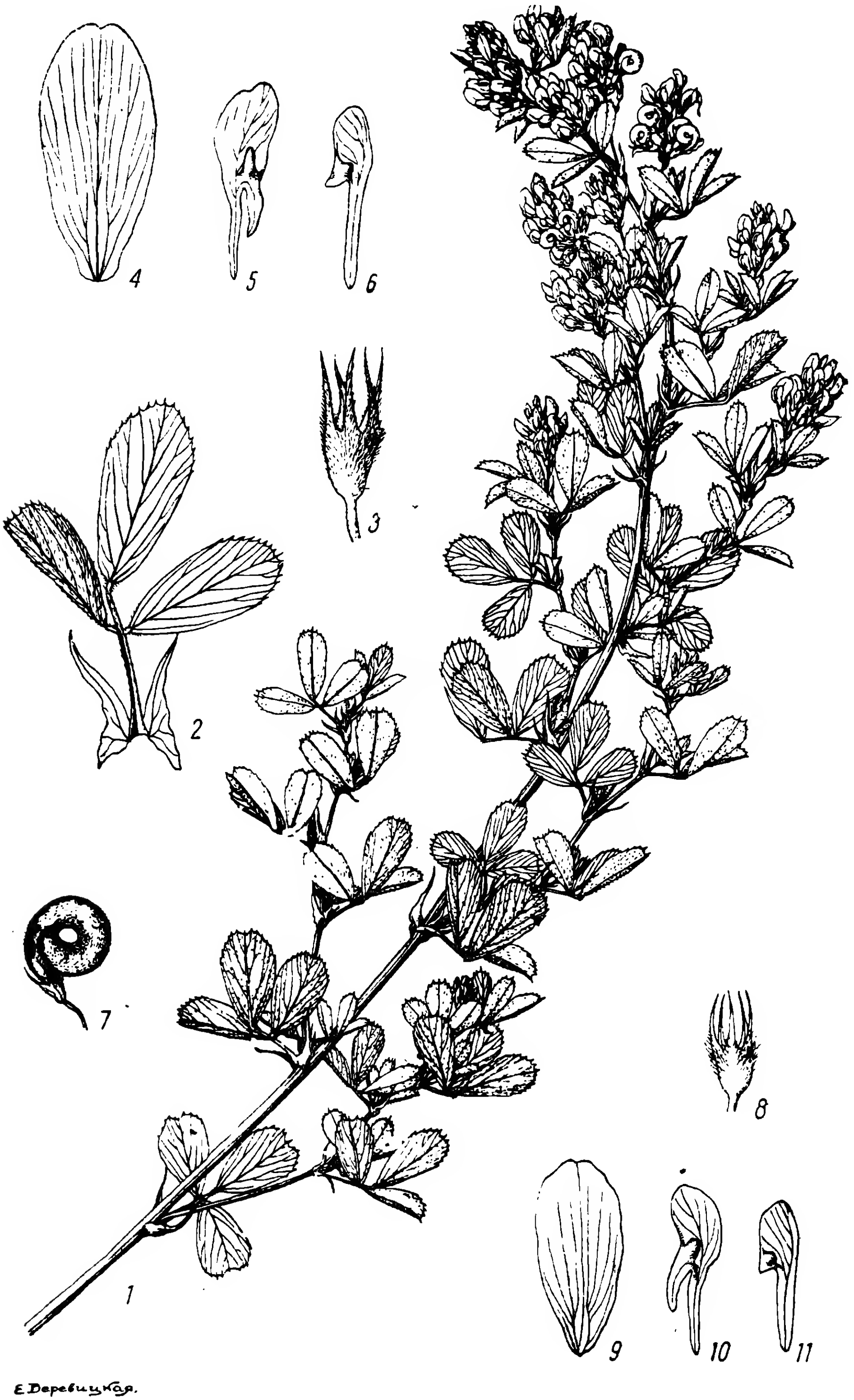


Рис. 1. *Medicago tianschanica* Vass.

1 — общий вид; *2* — лист с прилистниками, *3* — чашечка, *4* — флаг, *5* — крыло, *6* — лодочка, *7* — бобик; *8-11* — узгенская люцерна: *8*—чашечка, *9*—флаг, *10*—крыло, *11*—лодочка (ориг.).

цветные мезофильные типы ее, распространенные на западном Тянь-шане на открытых каменистых склонах в арчевниках, а также по каменистым речным террасам. В несколько быть может измененном виде эти же типы широко распространены и на открытых холмистых междуречьях и водоразделах на мелкоземе, на высоте до 2000 (2200) м, где развиваются вышеупомянутые роскошные и красочные злаково-разнотравно-люцерновые луга. Из злаков здесь в особенности выделяется ценный компонент люцерны — костер безостный (*Bromus inermis* Leyss.), здесь также часты: ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), тимофеевка [*Phleum Boehmeri* (P. B.) Wib.], пырей [*Agropyrum trichophorum* (Link.) Richt.], *A. repens* (L.) P. B., типчак (*Festuca sulcata* Hack.) и др.

В этих условиях (в особенности на каменистых речных террасах и на каменистых склонах) люцерна достигает колоссальных размеров. Здесь нередко можно найти старые кусты, насчитывающие сотни стеблей и имеющие весьма массивные корни со сложно разветвленной корневой шейкой. Еще чаще кусты эти уже распались на «дочерние» кусты и образуют крупные очаги, удостоверяющие свое кровное родство удивительным сходством в окраске цветов и в вегетативных признаках, что является естественным следствием вегетативного размножения этих растений путем распада старых кустов. Трудно даже приблизительно оценить продолжительность жизни этих очагов — во всяком случае она должна быть весьма значительной. Первые этапы эволюции люцерны естественно связываются с ее расселением в пределах древесно-кустарниковой зоны. Здесь шел процесс отбора ее типов, приспособленных к различным местным экологическим условиям. Типы эти квалифицируются мною предварительно как разновидности, и именно эта систематическая категория, как мне кажется, является здесь практически наиболее важной. Более глубокий анализ различных типов *M. sativa*, с учетом индивидуальных отклонений пока, в силу недостатка соответствующего материала, затруднителен.

Но даже в пределах древесно-кустарниковой зоны на встречающихся здесь участках степной типчаково-ковыльной растительности люцерна показывает уже заметную депрессию и развивается в виде особой своеобразной низкорослой разновидности, отличающейся слабым плодоношением. Местами же в более сухих участках (например, среди типчака) она и вовсе не развивает бобов. Казалось бы дальнейшее распространение люцерны ниже — в более сухие зоны — или вовсе невозможно или же оно будет сопровождаться дальнейшей ее биологической депрессией, которая практически сведет участие люцерны в травостое к минимуму. Однако, это оказывается не так — и в ковыльно типчаковой зоне, и даже в еще ниже лежащей зоне пырейно-разнотравных степей выступают особые типы люцерны — жизнестойкие, хорошо развивающиеся здесь в более уже засушливых условиях. Но эти типы, как мне кажется, уже более удалены от *M. sativa*, нежели обычные ее разновидности, столь частые в зоне древесно-кустарниковой растительности. Как показывает депрессия *M. sativa* в зоне типчаково-ковыльных степей — дальнейшее и успешное ее продвижение вниз могло осуществиться лишь на базе, если так можно выразиться, качественного перелома наследственной природы ее организма, перелома более глубокого, нежели те изменения, которые она испытывала в древесно-кустарниковой зоне на фоне в общем сходных географических (в особенности климатических) условий и которые привели к обособлению ряда ее местных (экологических) разновидностей. С выходом вниз *M. sativa*, как я уже отметил, претерпела глубокие изменения. Без сомнения биологически это сказалось прежде всего в большей ее ксерофилизации. Морфологически это хорошо выразилось в ее мелкоцветности и мелкоплодности. Именно подобные оригинальные типы *M. sativa* наблюдались мною в районе г. Фрунзе (северная Киргизия) в пырейной западине (среди злаково-полынной степи), а также на хорошо освещенных щебневатых склонах среди разреженной ковыльной растительности. Повидимому, подобные же типы широко распространены в южной Киргизии — в Узгенской предгорной степи. Мне не пришлось быть в Узгенском районе, однако, в 1939 г. я наблюдал люцерну, выращенную (без полива!) к северо-западу от г. Фрунзе на опорном пункте Киргизского н.-и. института животноводства) из семян дикой узгенской люцерны, собранных в южной Киргизии. Эта люцерна представляла собою пеструю смесь ряда разновидностей (и форм) при выдержанности, однако, ее основного признака, именно — мелкоплодности и мелкоцветности. Также я видел растения, собранные И. В. Выходцевым и его сотрудниками в южной Киргизии — в Узгенском районе, подтверждающие мои соображения о наличии в более засушливой области западного Тянь-шаня (области, повидимому, соответствующей пырейно-разнотравной степи) особых типов, которые уже названы местными практиками «дикой узгенской люцерной». Типы эти, как указывалось выше, отличаются от настоящей *M. sativa* своей мелкоплодностью и мелкоцветностью, в виду чего невольно приходит мысль об отождествлении их с известной голубой люцерной (*M. coerulea* Less.). Здесь нам придется остановиться на признаках, отличающих интересующие нас типы *M. sativa* от *M. coerulea*. Прежде всего здесь необходимо отметить габитуальное отличие дикой узгенской люцерны от голубой люцерны. Узгенская люцерна обладает грубыми и высокими (или длинными у простерто ветвистых растений) стеблями, несущими крупные листочки, в то время как *M. coerulea* является растением значительно более «нежного» склада. Биологически узгенская люцерна отличается тем, что развивается она на хорошо промытых лёссовых и щебневатых почвах, при отсутствии засоления, в то время как *M. coerulea* представляет собою тип, специализированный в отношении произрастания, главным образом, на засоленных почвах, в чем, как известно, и заключается ее большое практическое значение. Необходимо также отметить и то обстоятельство, что узгенская дикая богарная люцерна уже введена в культуру в классе «синих посевных люцерн» (*M. sativa*) и противопоставление ее «синим люцернам» в качестве особой «голубой люцерны» (*M. coerulea*) вряд ли удержалось бы в практике — в особенности если учесть то обстоятельство, что поливная культурная узгенская люцерна (которая почти наверное происходит от дикой богарной узгенской люцерны) уже совершенно ясно является синей люцерной (*M. sativa*) и никак не *M. coerulea*. В виду всего этого я считал бы более правильным рассматривать дикую богарную «узгенскую» люцерну в качестве подвида обыкновенной синей люцерны (*M. sativa*). Узгенская люцерна представляется мне типом молодым, недавно обособившимся от *M. sativa* и приспособленным к жизни в условиях сухих предгорных пырейных степей гор Средней Азии. Это положение может быть подтверждено как дериватностью ряда морфологических признаков узгенской люцерны (например, ее мелкоцветность, мелкоплодность), так и молодостью пырейных степей вообще, как это показали исследования Н. Ф. Гончарова и П. Н. Овчинникова [11], отметивших, что для пырейных степей в целом характерна невыработанность флористического профиля, что характеризует молодые формации, находящиеся в процессе формирования. Даже если принять развиваемую в последнее время П. Н. Овчинниковым концепцию вторичности пырейных степей, возникновения их в результате длительной распашки предгорных территорий, то и в этом случае дериватность узгенской люцерны подтверждается.

При дальнейшем продвижении вниз люцерна попадает в условия еще более засушливого климата. Уже в зоне пырейных степей среднее годовое количество осадков составляет около 400 мм (против 500 мм слишком зоны типчаково-ковыльных степей). В более низко расположенной зоне эфемеровой растительности годовое количество осадков исчисляется всего уже в сумме около 200 мм. В условиях столь большой сухости естественно и эволюция люцерны принимает особый характер: здесь люцерна может существовать лишь в условиях постоянного обеспеченного увлажнения, сообразно чему она и встречается только вдоль арыков, речек, водоемов и т. п. Здесь уже наблюдавшаяся мною люцерна приобретает большое сходство с голубой люцерной (*M. coerulea*). Основным затруднением к отождествлению ее с *M. coerulea*, на мой взгляд, является то обстоятельство, что *M. coerulea* имеет, как известно, цветы однообразной (синей) окраски, в то время как западнотяньшанская «*M. coerulea*» обладает цветами самой различной окраски, что подтверждает кровную связь этой люцерны с дикой тяньшанской *M. sativa*. Впрочем на юге (например, в районе г. Ташкента) в зоне исчезновения полихроизма у люцерны вообще и тяньшанская *M. coerulea* имеет уже однообразные сине-фиолетовые цветы. В то же время и *M. coerulea* Less. var. *melilotoides* Grossh. (на Кавказе) имеет бледные цветы (желтоватые). Окончательно решить вопрос о систематическом положении тяньшанской *M. coerulea* я сейчас затрудняюсь. В. Л. Голодковский как будто бы склонен рассматривать ее в качестве особого вида. Диагнозы намеченных подвидов и разновидностей дикой *M. sativa* будут даны мною в виде особого систематического обзора.

В заключение я приношу искреннюю благодарность Е. И. Штейнберг за ее ценную помощь в моей работе по изучению западнотяньшанских люцерн.

Литература

[1] Васильченко И. Т. Западный Тянь-шань как очаг разнообразия дикой синей люцерны. Природа, 11 (1938). — [2] Культиасов М. В. Вертикальные растительные зоны в Западном Тянь-шане. Бюлл. Ср.-аз. Гос. унив., 14, 15 (1927). — [3] Голодковский В. Л. и Пятаева А. Д. Естественные гибриды люцерны в горах Каратау. Соц. наука и техника, 3, (1935). — [4] Голодковский В. Л. и Михайловская М. А. Кормовые культуры Узбекистана (1936). — [5] Urban. Monographie d. Gatt. *Medicago*. Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg, 15 (1873). — [6] Константинов П. Н. Люцерна и ее культура на юго-востоке (1932). — [7] Константинова А. М. Использование биологических особенностей люцерны в селекции. Яровизация, 4 (25) (1939). — [8] Синская Е. Н. Видообразование у люцерны и других растений (1935). — [9] Boissier, Fl. Or. 2 (1872). — [10] Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала. Сов. бот., 6—7 (1939). — [11] Гончаров Н. Ф. и Овчинников П. Н. Основные черты послетретичной истории растительности западного Памиро-Алая. Сов. бот., 6 (1935), 1 (1936). — [12] Brand Ch. Grimm alfalfa and its utilization in the Northwest U. S. Dep. of Agric. Bur. of Pl. Ind. Bull., n° 209 (1911).

Ботанический институт
Академии Наук СССР
Ленинград

I. T. VASSILCZENKO

Beiträge zum Studium der mehrjährigen Luzerne des Westlichen Tian-Schan

Zusammenfassung

Der Verfasser macht eine Reihe neuer Angaben über die mehrjährigen wilden Luzernen des Westlichen Tian-Schan und weist auf die praktische Bedeutung ihres Studiums hin.

ТОМ 25 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1940 № 3
TOME 25 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1940 No 3

В. И. КРЕЧЕТОВИЧ

Ракитники восточной Европы

(Получено 12 XII 1938)

Наши ракитники мало изучены: если по западно-европейским ракитникам существует богатая специальная литература, и синонимика их уже перевалила за полтысячи названий, то по ракитникам нашего Союза известны всего только три работы:[1] Д. П. Сырейщикова «Заметка о *Cytisus ratisbonensis* Schaeffer и *Cytisus ruthenicus* Fischer» (Тр. Бот. сада Юрьевского унив. XIII, 1912, стр. 207—209), Е. В. Вульфа «К эндемичной флоре Крыма» (там же, стр. 202—207 — о *Cytisus polytrichus* M. B.) и И. К. Пачоского «Ракитники юго-западной России» (Тр. Бот. Сада Юрьевского унив., XV, 1914, стр. 91—100). Работы эти, как видно уже из их заголовков, чисто местного значения; авторы их, работавшие в провинциальных условиях (Москва, Херсон), не имели возможности использовать полностью ни существующую литературу, ни обширные коллекции, имевшиеся в то время в гербариях Ботанического сада и Академии Наук. Тем не менее, эти работы, сделанные крупнейшими нашими флористами, являются важным шагом в деле изучения этой запутанной группы бобовых.

Мне пришлось заниматься ракитниками для «Флоры СССР»; наличие больших коллекций в гербариях Академии Наук СССР и Лесотехнической академии в Ленинграде, заключающих в себе почти все из ранее описывавшихся видов ракитников в авторских образцах и применение принятой при обработке флоры СССР концепции типа (а не литературной преемственности в понимании вида), дает мне некоторую уверенность в том, что взятая мною на себя задача выяснения состава наших ракитников, выполнена более или менее удовлетворительно. Дальнейшее уточнение как границ предлагаемых мною ниже видов, так и их распределения и экологии, является уже очередной задачей местных флористов и краеведов, за которыми будет окончательное слово.

В настоящей статье я хочу коснуться только представителей наиболее запутанной группы *Tubocytisus* DC., так как остальные ракитники (понимаемые к тому же во «Флоре СССР» как особые роды — *Laburnum*, *Teline*, *Sarothamnus* и *Lembotropis*) трудностей не представляют.

К. Ф. Ледебур, давший первый капитальный свод познаниям по флоре бывшей Российской империи, принимает из группы *Tubocytisus* DC всего 5 видов: *Cytisus austriacus* L., *C. capitatus* Jacq. *C. hirsutus* L., *C. supinus* L., и *C. biflorus* L'Hérit.

Виды эти трактованы в очень широких рамках, тогда как его предшественники принимали и выделяли (и при этом с несомненно большей точностью и определенностью[2]) еще ряд видов. Так, В. Бессер (1822) и Э. Эйхвальд (1830) принимали и отличали от *Cytisus austriacus* как нечто особое — *Cytisus leucanthus* (сведенный Ледебуром на степень разновидности *C. austriaci*), а от *C. biflorus* — *Cytisus ruthenicus* Fisch. (вид, хотя и не описанный Ф. Фишером, но разосланный им целому ряду ботаников-современников); еще ранее, Ф. А. Маршалл-Биберштейн (1808) отличил свой крымский *Cytisus polytrichus* от *C. hirsutus* L., а Ж. Э. Жилибер (1781) из *C. supinus* L. выделил литовский *C. pubescens* Gilib., впоследствии (в 1798 г.)

---

[1] Не считая заметки Д. И. Литвинова о *Cytisus pallidus* Kern. в Тр. Бот. муз. АН, 1916, стр. 130.

[2] Как об этом можно судить по их гербариям и описаниям.

переименованный им в *C. lithuanicus* Gilib. Таким образом К. Ф. Ледебур не не имел, повидимому, возможности, при крайней ограниченности известного ему материала, разобраться в них. Поэтому вполне понятно, что последующие флористы (Э. Линдеман, Л. Груннер и др.), знавшие ракитники в природной обстановке, продолжали их различать более дробно и даже устанавливать новые. Так, Э. Линдеман (1867, 1875) выделил еще на Украине мохнато-волосистый *C. elongatus* W. K. (о чем вскользь упоминает и Ледебур в примечании к своему *C. biflorus*) и *C. communis* Lindem. = = *C. biflorus* + *ratisbonensis* auct., а Л. Груннер (1868) и И. Реман (1872) установили новые виды: песчаный — *C. borysthenicus* Grunn. и скальный — *C. graniticus* Rehm. Вышедшей в 1869 г. работе А. Кернера «Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden» для наших пределов приводится широко трактованный *C. albus* Hacq. (= *C. leucanthus* auct. + *C. leucanthus* Waldst. et Kit., ex p.). Еще более широкую трактовку этого цикла бело- и бледно-цветковых юго-западных ракитников дал Б. Блоцкий (1885) в своем *C. variabilis* (где он соединил воедино *C. leucanthus* W. K., *C. albus* Hacq. и *C. pallidus* Schrad.). Впоследствии (1895) он, однако, отказался от этой трактовки и выделил из своего conspecies два восточно-галицийские вида — *C. Kerneri* и *C. podolicus*, оставшиеся неизвестными монографу юго-западных ракитников И. Пачоскому (1914). Одновременно с Б. Блоцким, галицийский же ботаник Э. Волощак (1886) описал и обосновал как хороший вид старинный фишеровский *C. ruthenicus*.

Таким образом, включая немногие виды, приведенные для флоры позже или описанные уже в наше время, представители группы *Tubocytisus* DC. для нашего Союза могут быть представлены в виде следующих двух списков:

C. austriacus L. (1763)
C. leucanthus Bess (1822)
C. capitatus Bess. (1822)
C. albus Hacq. (1790)
C. albus Kern. (1869)
C. variabilis Blocki (1885)
C. variabilis Pacz. (1914)
C. Kerneri Blocki (1895)
C. podolicus Blocki (1895)
C. pallidus Litw. (1916)

C. biflorus Bess. (1822)
C. biflorus Ldb. (1842)
C. ruthenicus Fisch. (1822) et Wolosz. (1868
C. hirsutus M. B. (1808)
C. supinus Ldb. (1842)
C. hirsutissimus Koch (1847)
C. elongatus Lindem. (1867)
C. pubescens Gilib. (1781)
C. lithuanicus Gilib. (1798)
C. ratisbonensis Gilib. (1881)
C. borysthenicus Grunn. (1868)
C. communis Lindem. (1867)
C. polytrichus M. B. (1808)
C. colchicus N. Alb. (1895)
C. caucasicus Grossh. (1928).

Упомянутые вначале немногочисленные статьи затронули только небольшую часть приведенных выше видов, а именно Д. П. Сырейщиков коснулся только вопроса о трех видах: *C. ratisbonensis* Schaeff., *C. ruthenicus* Fisch. и *C. lithuanicus* Gilib., но не решил его в отношении последнего и неполно решил его в отношении *C. ruthenicus* Fisch. И. Пачоский углубил понимание *C. ratisbonensis* и *C. ruthenicus*, уточнил *C. capitatus* Scop. *C. borysthenicus* Grunn. и ввел в нашу флору *C. variabilis* Blocki в новом ограничительном толковании (*C. albus* + *leucanthus* auct. ross.), с чем не согласился Д. И. Литвинов, принявший для наших реликтовых меловых сообществ Украины еще одно звено из этого conspecies (sensu Blockii) — *C. pallidus* Kern. В 1928 г. А. А. Гроссгейм, в силу неясности и односторонности очертаний *C. ruthenicus* Fisch., предложенных Д. П. Сырейщиковым, вторично описал этот вид как *C. caucasicus* Grossh.

Приведенные выше в двух столбцах виды хорошо различаются друг от друга (как циклы) строением соцветия: виды первого всегда имеют щитковидно-головчатое соцветие и за ними можно сохранить, как это делает Брикэ (1894), имя *Aulonix* Rafin.; у видов второго цветы расположены в пазухах листьев почти по всей длине молодых побегов, отчего соцветие имеет колосовидную или (при одностороннем расположении цветов) гребенчато-колосовидную, вернее, гребенчато-кистевидную форму; эта группа, по инициативе того же Брикэ, носит название *Diaxulon* Rafin. Рафинеск (1838), от которого заимствованы оба эти названия, в своих

«Sylva Telluriana» понимал оба цикла как особые роды, что едва ли основательно, так как среди растений первой группы при подходящих условиях можно найти отдельные экземпляры с сильными (теневыми) побегами, имеющими колосовидное цветорасположение, что очень наглядно показывает возникновение щитковидного типа соцветия из соцветия типа *Diaxulon*. Других же различий, которые давали бы право на сохранение их, хотя бы в виде подродов, обе группы не имеют.

Одновременно наличие этих атавистических реверсий в группе *Aulonix* дает некоторое право на заключение о вторичности и, тем самым, о большей молодости этой группы, хотя окончательный ответ на это может быть получен лишь путем критического и сравнительно-генетического изучения всего многообразия балкано-дакийских ракитников.

Цикл щитковидно-головчатых *Aulonix* (Rafin.), при анализе относящегося к ним гербарного материала, легко распадается на две группы по особенностям своего развития.

Одной группе (наиболее обычной и обширной) свойственно давать соцветия только один раз на концах побегов нынешнего года, тогда как другая группа дает соцветия дважды в году — сначала на концах старых ветвей, а затем на концах зонтиковидно разрастающихся вокруг этих старых ветвей молодых побегов; последние зацветают значительно позже, тогда, когда сидящее у их основания соцветие уже дает плоды; эта особенность придает цветущим частям растения совершенно своеобразный облик.

К первой группе однажды цветущих видов принадлежит, прежде всего, широко у нас распространенный *C. austriacus* L. Сюда же относится значительная часть материала, называвшегося старыми авторами как *C. leucanthus*, а Пачоским — как *C. variabilis*. Сюда также попадает и литвиновский *C. pallidus*.

Другая же, далеко неоднородная часть материала, также относившегося то к *C. leucanthus*, то к *C. variabilis*, имеет особенности повторного цветения, что резко сказывается на их внешнем облике.

Разобраться в этих группах позволяет только анализ аутентического и топотипического материала и соответствующих авторских описаний.

Прежде всего, своими совершенно отчетливыми признаками легко отделяется *C. austriacus* L. Это во всех частях густо, коротко и прижато волосистые растения, с ланцетными и узколанцетными долями листьев и желтыми цветами. Самое линнеевское название *C. austriacus* — ракитник австрийский — позволяет, несмотря на указания Линнея, «Habitat in Sibiria (под Сибирью Линней понимал юго-восточную Россию вообще), Austria, Italia»[1] считать, согласно концепции типа, наиболее типическим материал из Австрии и Венгрии. Австро-венгерские же и богемские представители этого вида, по сравнению с нашими украинскими, имеют ряд различий, выражающихся, главным образом, в характере опушения: австрийские растения имеют явно шелковистое с серебристым отливом опушение, более густое на чашечке и листьях, на последних главная жилка едва различима в виде плоского волосистого валика, тогда как украинские растения несут более грубое серо-зеленое и тусклое опушение, на чашечке и листьях менее густое, благодаря чему жилки листа отчетливо видны. Кроме того, украинские растения имеют не столь острые и узкие доли листьев. Эти особенности позволяют рассматривать наши растения как особую расу, для которой можно было бы использовать имя *C. graniticus* Rehm.[2]

От *C. austriacus* далее хорошо отличаются сравнительно слабо опушенные (особенно это видно на чашечке и верхней поверхности листьев, которая иногда совершенно голая) бело- и бледно-цветковые ракитники, определявшиеся Бессером (1822) как *C. leucanthus* W. K. (ex parte), а Блоцким (1885) и Пачоским (1914) как *C. variabilis* Blocki. Сравнение этих растений, происходящих из западной Украины, с синтипами настоящего *C. leucanthus* Вальдштейна и Китайбеля из Баната, имеющимися у нас в гербариях Шрадера, Мертенса и Ледебура, лишь подтверждает правильность сближения, сделанного старыми нашими систематиками. Наши растения несомненно близки сюда, отличаясь менее «альпийским» обликом (хотя они и не превышают 40 см высоты), более развитым опушением и более узкими и вытянутыми листочками листьев и большей частью не белыми, а бледножелтыми цветами. Зато они в точности совпадают с *C. Kerneri* Blocki (1895), выделенным Блоцким из своего первоначального сборного *C. variabilis* (1885). Вид этот издан им в Herb. Europaeum д-ра C. Baenitz, по собственным его сборам 1890 г. из Глещавы около Тарнополя, т. е. с классических мест. Но, к сожалению, Блоцкий упустил из виду, что данное им имя *C. Kerneri* уже было использовано Шульцом, Каницом и Кнаппом еще в 1866 г. для сборного вида, частью охватывавшего и названную группу, — поэтому пришлось виду дать новое имя — *C.* **Blockii** mihi, в честь автора, много поработавшего над разъяснением галицийско-украинских ракитников.

---

[1] В Италии вида, на самом деле, нет.

[2] Как выяснил И. Пачоский, в гербарии Ремана в Кракове (см. Act. Soc. Bot. Polon., II, 1, 1904, стр. 65) *C. graniticus* есть просто форма *C. austriaci*; вид же, понимавшийся И. Пачоским под этим именем, получил в силу этого новое имя *C. Skrobiszewskii* Pacz.

Очень схожие с *C. Blockii* растения были собраны на мелах б. Курской губернии Д. Литвиновым и И. Шираевским в группировках, связанных с реликтовой *Daphne Julia* Kos.-Pol. Они отличаются золотисто-желтыми и меньшими цветами как от *C. Blockii* m., так и от настоящего бледножелтого *C. pallidus* Schrad., который, помимо всего, более густо опушен. Пользуясь указанными различиями, я решился выделить наши растения с меловых субстратов в качестве особого вида — *C.* **Litwinowii** mihi.

Труднее было разобраться с другой группой дважды цветущих ракитников.

Часть из них, в том числе и сборы В. Бессера из Кременца, как имеющие мохнато-оттопыренное опушение, без особой натяжки можно сблизить с очень выразительным даже в описании *C. podolicus* Блоцкого (другое отщепление его прежнего *C. variabilis*), обитающим главным образом на обнажениях. Кроме этого вида, в наших пределах широко развит другой представитель этой группы, зачислявшийся также то в *C. leucanthus*, то в *C. variabilis*. Растение это схоже с *C. podolicus*, но отличается прежде всего характером опушения, которое обычно более редкое и прижатое, и иной экологией. Я счел возможным отожествить эти растения с настоящим *C. albus* Hacquet, описанным из буковинского Приднестровья в районе Залещика. Вид этот был описан Гаккэ в его записках о путешествии в Карпаты (1790)[1] прямо в тексте дневника (стр. 49) следующим образом: «. . .sie (луга около Залещика) waren durch aus mit einem weissen Geisklee (Cytisus albus) bewachsen, dessen Stamm über zween Schuh höhe hatte, und die häufige Blütte war ganzweiss, Dieser Geisklee kommt dem *Cytisus argentus* des Linne, am nächsten». Растением, достигающим высоты в два фута (до 70 см) прежде всего никак не может быть очень низкорослый (едва 30—40 см выс.) вышеупомянутый *C. Blockii* m., хотя он нередко и имеет белые цветы; про *C. podolicus* Blocki из авторского описания известно, что у него цветы бледножелтые. Больше всего, как по крупным размерам растения, так и по окраске цветов, сюда, по моему мнению, подходят дважды цветущие растения, смежные с *C. podolicus* и шедшие раньше (вместе с *C. Blockii*) под названием *C. leucanthus*. Во всяком случае, именно такая трактовка этого вида более уместна, нежели понимание А. Кернера, который обозначал этим именем не только все наши и галицийские ракитники этой группы, но и часть горных видов из Баната. Даже присоединение к *C. albus* Hacq. *C. podolicus* Blocki, про который я не могу уверенно сказать, что он не может не встречаться и с белыми цветами, будет более естественно и более ограничительно, нежели принятие рамок Кернера или рамок Пачоского, как это сейчас повелось у нас на Украине,[2] да и на Западе (см. обработку Gams у Hegi, Illustr. Flora von Mittel-Europa, vol. VI, 3).

Таким образом цикл Aulonix (Rafin.) состоит из следующих ракитников, имеющих щитковидно-головчатое соцветие:

---

[1] Hacquet's neueste physikalisch-politische Reisen in den Jahren 1788 und 1789 in die dacischen und sarmatischen oder nördlichen Karpathen, 1790.

[2] За исключением работ М. Котова, который также ограничил понимание *C. albus* рамками локальной подольско-галицийской расы.

1. **C. austriacus** L. Sp. pl. ed. 2 (1765) 1042. — *C. supinus* var. γ L. Sp. pl. ed. 1 (1753) 740. — *C. supinus* ssp. *austriacus* Briq. Cyt. Alp. marit. (1894) 175. — *C. graniticus* Rehm. Notiz. Veget. Schwarz. Meeres (1872) 50? 59?, non Pacz.

Богемия, Словакия (вкраплено), Австрия, Венгрия, Румыния, Вост. Германия, Украина, Донецко-Поволжская часть РСФСР (на севере до линии Новгород-Северск—Задонск—Борисоглебск и до Волги у Красноармейска); на юге граничит с Черным морем и Доном; еще южнее есть сборы К. Мейера «in campis inter Stawropol et Georgiewsk, 27 VI 1829, Meyer. Enum. Cauc. casp. n° 1170». Из Крыма есть сборы неизвестного коллектора от 14 VI 1839, «растения собраны в Симферополе около шелковичного завода» (по мнению Е. В. Вульфа, растения эти культурные?).

2. **C. Blockii** V. Krecz. nom. nov. — *C. leucanthus* Eichw. Skizze (1830) 165, ex p., non W. et K. — *C. austriacus* β. *leucanthus* Ldb. Fl. ross. I (1842) 519, ex p. — *C. albus* Kern. Abhäng. Pflzgest. (1869) 5, ex p., non Hacq. — *C. variabilis* Blocki in Oesterr. Bot. Zeitschr., XXXIV, 1884 (1885) 427 (quoad pl. ex Galicia orient.) — *C. Kerneri* Blocki in Allg. Bot. Zeitschr. 1 (1895) 137, non Schultz, Kan. et Knapp. (1866).

Зап. Украина, Бессарабия (северная часть); Зап. Украина (главным образом между Днестром и Бугом): с. Вербка, Каменецкий округ (А. Лазаренко). Podolia (hb. J. Klinge); Пыжовка, близ Днестра, Ушицкий район (Кесслер и Чугаевич), Китайгород близ Каменца (они же). Урочище Муховцы близ Брацлава (Гагман).

3. **C. Litwinowii** V. Krecz. sp. nova. — *C. pallidus* Litw. in Trav. Mus. Bot. Petrograd, XV (1916) 130, non Schrad. nec Kern.

Planta 20—50 cm alta, ramis rectis novellis inflorescentiam terminalem gerentibus; novellis et foliorum pedicellis, sparse breviter appresseque pilosulis; foliolis oblanceolatis, 2—3.5 cm longis, 0.4—0.8 cm latis, apice rotundatis mucronulatis, supra subglabris subtus sparse et apresse longe pilosis. Flores in numero 6—8 inflorescentiam subumbellatam formantes, aureo-flavi, calycibus tubulosis basi subovatis, 10—12 mm longis sparse subdivaricato-pilosiusculis subglabris, bilabiatis, labio superiore vix emarginato dentibus dilatatis rectangulo-triangularibus, inferiorem subsuperante, vexillo 17—19 (20) mm longo supra piloso, alis 12—13 mm longis, carina pilosella. Legumen ignotum.

In fruticetis relictis cum *Daphne Julia* Kos.-Pol. solo subcalcareo-nigro ad pedem declivium calcareorum Rossiae tanaiticae.

Typus speciei declivii solis subcalcareis in sylva Puschkarny prope urbem Korotscha in Rossia tanaitica V 1893 I. Schirajewsky legit (in herb. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS conservatur).

4. **C. albus** Hacq. Neue Reise dac. sarm. Karp. I (1790) 49; Kern. Abhäng. Pflzgest. (1869) 5, ex p. — *C. leucanthus* Bess. En. pl. (1822) 29; Eichw. Skizze (1830) 165, ex p. non W. et K. — *C. austriacus* β. *leucanthus* Ldb. Fl. ross. I (1842) 519, ex p. — *C. variabilis* Pacz. in Acta H. Bot. Univ. Jurjev. XV (1914) 99 (quoad pl. adpresse pilos.), non Blocki.

Вост. Словакия, Румыния (Vodulie Vudy et Nischkani (?) Rosen!), Западная и Приднестровскобужская Украина: Куманов (из гербария Лесотехн. Акад.), Меджибож, Летичевск. р. (Шестаков), Пыжовка, Ушицк. р. (Кесслер и Чугаевич), Старо-Константиновск. р. у дер. Западницы (Рогович), Заславск. р. Волыни (Скалозубов).

5. **C. podolicus** Blocki in Allg. Bot. Zeitschr. I (1895) 137. — *C. capitatus* Bess. En. pl. (1822) 39: Ldb. Fl. ross. I (1842) 519 (Excl specim. ural.), non Scop. — *C. variabilis* Blocki in Oesterr. Bot. Zeitschr. XXXIV, 1884 (1885) 427, ex p.; Pacz. in Acta H. Bot. Univ. Jurjev. XV (1914) 99 (quoad pl. erecto pilos.).

Буковина (описан из Веренчанки и Кодобестья), Подолия (in fruticetiis Podoliae-Besser!). Зап. Украина, включая Каменецкий и Проскуровский районы).

Еще более сложно обстоит дело с циклом Diaxulon (Rafin.), имеющим колосовидно-собранное соцветие.

Все наши ракитники из этого цикла обычно относились то к *C. biflorus* L'Hérit. (Ледебур), то к *C. ratisbonensis* Schaeff. (Коржинский, Сырейщиков), то, наконец, к *C. ruthenicus* Fisch. ex Wolosz. (Сырейщиков, Пачоский), а то и ко всем трем видам одновременно (Линдеман, Бессер), причем каждый автор объединял и толковал эти виды по своему. Изучать и выяснять литературную историю этих толкований было бы делом безнадежным и безрезультатным, — более существенным представлялось уяснить типический материал и затем уже сличить с ним имеющиеся коллекции.

Изучение хорошо критически разобранного и изданного австрийскими авторами материала по *C. biflorus* показало, прежде всего, что вида этого; свойственного пескам и песчаным почвам Австрии и Венгрии, у нас нет, что у нас он представлен особой восточной, также песчаной расой — *C. borysthenicus* Grunn. Оба эти вида (как это уже отметил в свое время Д. П. Сырейщиков), хорошо отличаются от всех остальных ракитников типа *C. ratisbonensis* — *ruthenicus* прежде всего выраженным опушением верхней стороны паруса венчика, а также узкими ланцетовидными и узколанцетными долями листьев.

C. borysthenicus, с характерным шелковисто-серебристым коротким и прижатым опушением и с крупными (до 3—3.5 см дл.) необильными цветами и узкими (нередко сверху голыми) долями листьев, был описан Л. Груннером с песков нижнего течения Днепра и оказался широко распространенным на юге видом, проникая на востоке в Западный Казахстан (возможность его нахождения на юго-востоке России в свое время указал, уже по литературным данным, И. Пачоский, который первый обосновал вид как особую расу настоящего *C. biflorus*).

Изучение баварского *C. ratisbonensis* Schaeff. подтвердило правильность понимания этого вида Д. П. Сырейщиковым и И. Пачоским. Этот стелющийся горнолесной вид хорошо развит в Вост. Германии и Зап. Украине, доходя у нас до районов Пинска и Домбровицы. В заднепровской Украине он, повидимому, является реликтом (либо плохо представлен в гербарии Академии Наук), — во всяком случае, я с этим видом смог (и то с натяжкой) отожествить только два экземпляра с Украины — экземпляры с обнажений Тясминки И. Пачоского и экземпляры Нордмана из Ананьевского р. Херсонщины.

Как это отчетливо показали Сырейщиков и Пачоский, вид этот хорошо отличается от остального русского и южно-русского материала (зачисленного авторами в *C. ruthenicus* Fisch. ex Wolosz.) способом роста, размерами цветов, раскраской паруса и т. д. Жилиберовское описание *C. pubescens* Gilib., буквально повторенное и при *C. lithuanicus* Gilib., не оставляет никакого сомнения, вопреки мнению Сырейщикова, что Жилибер описывал литовский *C. ratisbonensis*.

Весь остальной материал, довольно хорошо отличавшийся от *C. borysthenicus* и от *C. ratisbonensis*, с легкой руки Сырейщикова и Пачоского, стали относить к *C. ruthenicus*, придавая ему, примерно, то толкование, какое давал Линдеман своему *C. communis*. Однако исследование этого материала и сравнение его с типами *C. ruthenicus* Фишера и Волощака (которые совпадают, так как Волощак имел возможность сличить свои львовские сборы с типом Фишера в гербарии Ремана в Кракове) показало: во-первых, что остальной материал неоднороден, а во-вторых, что *C. ruthenicus* Сырейщикова был трактован неверно и в этом неверном понимании был закреплен в образцах, изданных под n°n° 311 и 2552 Herb. Fl. Rossicae Академии Наук. Дело в том, что Фишером был назван, а Волощаком был описан целым рядом особенностей отличающийся лесо-степной вид, от песчано-борового *C. ruthenicus* Сырейщикова и Литвинова (in Herb. Fl. Ross.).

Этот песчано-боровой ракитник в свое время отличался С. Коржинским в его Tentamen fl, orient., как нечто весьма близкое к *C. ratisbonensis*, с чем нельзя не согласиться при сравнительном анализе материала. Действительно, наши северные боровые ракитники (в своей наиболее типичной форме описанные Ф. С. Ненюковым как var. *Zingeri*) имеют, по сравнению с южным степным и лесо-степным *C. ruthenicus* Fisch., многочисленные отличия. *C. ruthenicus* Fisch. высокое, всегда серо-зеленое растение, покрытое на цветущих побегах и листьях серым и мелким опушением, с хлыстообразными, слабо ветвящимися прямыми ветвями, обильно цветущее (по 3—5 цветов в пазухе листа) еще до полного развития листьев, со сравнительно мелкими листьями, с более крупными цветами и чашечкой, с одноцветно покрашенным флагом и мохнатыми бобами.

Боровой ракитник, которому я даю имя *C.* **Zingeri** (Nenjuk.) mihi, напротив, не особенно крупный, сильно ветвящийся кустарник, с приподымающимися, хорошо и обильно олиственными зеленовато-бурыми (при сушке чернеющими) ветвями, в цветущих побегах почти совершенно голый (только самые молодые нецветущие побеги обычно покрыты серебристым шелковисто-прижатым опушением), развивающий немногочисленные и некрупные цветы [1—2(3) цветка в пазухе листа] на уже хорошо олиственных побегах, со слабо опушенными зелеными, при сушке чернеющими листьями, с почти голыми чашечкой и бобами (нередко же все растение во всех частях голое, как тип var. *Zingeri*, изданный в Herb. Fl. rossicae); чашечка более коническая, нежели у *C. ruthenicus*, и флаг обычно с фиолетовым или слегка буроватым пятном у основания.

Все эти особенности с совершенной очевидностью говорят о том, что наш боровой ракитник является ни чем иным, как восточной расой типа *C. ratisbonensis*. Оба эти типа сталкиваются друг с другом в Вост. Германии, но не смешиваются и не имеют переходов, что говорит об их давно произошедшем разобщении и обособлении и о повторном сближении лишь в недавнее время, путем встречной миграции. *C. ratisbonensis*, как известно, в равнинных условиях Германии также является песчано-боровым типом и отличается от нашего ракитника прежде всего своим способом роста—ветви его стелются по земле, не приподымаясь выше травяного покрова, листья у него мельче и уже, цветы расположены гребенчато и несут у основания флага хорошо выраженное, при сушке почти черное, пятно. Опушение также слабо выражено, как и у *C. Zingeri*, но бобы обычно мохнатые. *C. Zingeri* m. распространен главным образом в бассейне Верхней и Средней Волги и Верхнего Днепра и его северной границей являются водоразделы этих рек — с одной стороны, и Двины, Ильменя, Ладоги и Сев. Двины — с другой (хотя по Уралу вид подымается почти до верховьев Печоры). Южной границей вида является, в сущности, южная граница лесов (главным образом сосновых боров), с которыми он продвигается к югу иногда довольно далеко; на востоке доходит до низовьев Тобола.

Так как северная граница *C. ruthenicus* довольно далеко проникает к северу (особенно в лесо-степной полосе), то в бассейнах Среднего Днепра, Оки, Средней Волги, Белой и Верхнего Урала создается очень широкая полоса контакта обоих видов, ведущая, в силу энтомофильной природы ракитников, к постоянному взаимному их скрещиванию (при помощи пчел). Эта довольно большая лесо-степная полоса поэтому дает чрезвычайно большую пестроту форм, комбинирующих особенности обоих видов. Преимущественно же (на ряду с хорошо выраженными *C. ruthenicus* и *C. Zingeri*) встречаются некие средние типы, отличающиеся от *C. ruthenicus* хорошо развитыми и обычно обильными, при сушке чернеющими, листьями и побегами, цветением в период развития листьев, а от *C. Zingeri* — явно выраженным серым опушением не только молодых побегов, но и цветущих ветвей (у *C. Zingeri* обычно голых), более крупными и обильными цветами. Этот гибридогенный, обычно довольно постоянный тип также рассматривался Д. П. Сырейщиковым как *C. ruthenicus*, почему я и решил назвать его в честь покойного × *C.* **Ssyreiszczikovii** mihi (sp. nova hybridogena).

Настоящий *C. ruthenicus* Fisch., занимающий обширный ареал на юге, при ближайшем изучении также оказался (особенно на Украине) неоднородным. Еще в 1867 г. Э. Линдеман отмечал из Елисаветграда и Екатеринославщины густо- и мохнато-опушенный ракитник как *C. elongatus* W. et K. Ракитник этот, кроме своего исключительно густого и длинного, бархатистого опушения, имеющий также опушенный сверху флаг, встречается, главным образом, на сохранившихся остатках степной целины на Украине, в Задонецких степях и, изолированно, на Северном Кавказе, в районе Ставрополя и Пятигорска. Этот вид, хорошо отличающийся от настоящего *C. elongatus* W. K., имеющего рассеянно-мохнатое опушение и голый сверху флаг, и названный мною в честь открывшего его Э. Линдемана — *C.* **Lindemannii** mihi, идет на запад в галицийскую Подолию и Бессарабию, где сталкивается с настоящим *C. ratisbonensis* Schaeff. Невольно возникает вопрос, не является ли встречающаяся здесь, в лесах Тарнопольско-Збаражского района, густо-волосистая форма ракитника, с чернеющими ветвями и листьями и голым флагом, несущим черное пятно, гибридом обоих этих видов. Во всяком случае тип этот, названный мною в честь исследователя юго-западных ракитников *C.* **Paczoskii** mihi, довольно постоянен и встречается (в схожей форме) также около Житомира и Саврани (на Буге).

C. ruthenicus, заходящий на восток до Иртыша и на юг до предгорий Крыма и Зап. Кавказа, встречается также и в Закавказье (Helenendorf, Тбилиси), откуда он был повторно описан и издан А. А. Гроссгеймом под именем *C. caucasicus*. Существенных отличий этого вида от настоящего *C. ruthenicus* я найти не могу, так как вид был различен автором от *C. Zingeri*, неверно трактовавшегося в Herb. Fl. Ross. как *C. ruthenicus*. Единственно различающимися представляются лесные формы из Юго-Осетии (Ванели), окрестностей Боржома и Абас-Тумана, Кутаиса и Ахалцыхского района, своим слабым опушением и чернеющей листвой, что делает их похожими на *C. Ssyreiszczikovii*, и даже на *C. Zingeri*, но они требуют дальнейшего изучения и едва ли идентичны с *C. caucasicus* Grossh.

Здесь же, в западном Закавказье (в Абхазии, Мингрелии, Гурии и Аджаристане) встречается особый хорошо отличимый понтийско-колхидский вид, описанный Н. Альбовым (1895) как *C. colchicus*. Он имеет рассеянное, впоследствии исчезающее, опушение листьев и ветвей, густо мохнатые чашечку и бобы; последние, кроме того, сидят на очень длинных плодоножках. Изучение синтипа Коховского *C. hirsutissimus*, имеющегося в гербарии Бот. Института, показало, что он идентичен с *C. colchicus* Alb. и что *C. hirsutissimus* C. Koch (1847) не более, как молодая (а потому особенно сильно опушенная) стадия *C. colchici*, для которого коховское название должно быть принято как более приоритетное.

В заключение несколько слов о крайнем восточном звене того обширного горно-альпийского цикла, который под именем *C. hirsutus* приводился Маршаллом Биберштейном (1808) и Ледебуром (1842) для Крыма. Впоследствии (в 1819 г.) Биберштейн различил крымские растения как особый вид *C. polytrichus* M. B. Вид этот свойствен Яйле, для которой он является узким местным эндемом. Ниже, в сосновых лесах и у верхнего предела леса, обитает особая раса, сходная с малоазийским *C. pygmaeus* Willd. (s. l.) и балканским *C. Jankae* Velen., отличная, однако, как от них, так и от выше обитающего *C. polytrichus*. От последнего вид этот, названный мною в честь знатока и исследователя флоры Крыма Е. В. Вульфа — **C. Wulffii** m., отличается прежде всего характером опушения из прижатых волосков, а также выемчатыми на конце крыльями венчика, тогда как ветви, листья, чашечка и бобы *C. polytrichus* M. B. оттопыренно-мохнатые от белесых рассеянных волосков и крылышки на конце цельные, округлые. От балкано-малоазийских форм *C. Wulffii* отличается более широкими листочками листьев, более крупными цветами, менее густым и более грубым опушением. Вид распространен не только в горном Крыму, но заходит и на Зап. Кавказ, где встречается на западных известковых отрогах главного хребта от водораздела верховьев Лабы и Белой до района Новороссийска.

Таким образом цикл Diaxulon (Rafin.) представлен у нас следующими видами:

1 (6). **C. borysthenicus** Grunn. in Bull. Soc. Nat. Moscou XLI, 4 (1869) 446 (nomen, sub *Cuscuta monogyna*); Mohl et Bary in Bot. Zeit. XXVII, 47 (1869) 814 (nomen) — «*Cytisus* sp. nova?» Grunn. in Bull. Soc. Nat. Moscou XLI, 2 (1869) 137 (descriptio) — *C. biflorus* Bess. En. pl. (1822) 74; Eichw. Skizze (1830) 165, ex p., non L'Hérit. — *C. ratisbonensis* Lindem. Fl. chers. I (1881) 134, ex p., non Schaeff. — *C. biflorus* ssp. *borysthenicus* Pacz. in Acta H. Bot. Uniw. Jurjev. XV (1914) 95.

Сыпучие речные пески и дюны по всей Украине (от Буга—Балобановка), в системе Дона, Нижней Волги (на севере Волга у дд. Мосты—Якобьевка Спасского р.), Урала (Илецкая защита, Уральск), Тобола (Кувандык, Кустанай); пески Уркач в сев.-зап. Мугоджарах; пески Кугузюк-кум и Ак-кум, Предкавказье — ст. Кавказская (Липский, Пастухов!).

2 (7). **C. Lindemannii** V. Krecz. sp. nova — *C. elongatus* Lindem. in Bull. Soc. Nat. Moscou, XL, 2 (1867) 494, XLIX, 3 (1875) 73 atque Fl. chers. I (1881) 134. — *C. ruthenicus* (f. dense pilosa) Pacz. in Acta H. Bot. Univ. Jurjev XV (1914) 95.

Planta 30—60 cm alta ramis incrassatis rectis vel adscendentibus, subnudis vel nudis, novellis et foliorum pedicellis pilis subappressis vel subpatulis virescenti cinereis densissime obtectis, foliolis oblongo-obovatis, 1.5—2.5 (3.5) cm lg., 0.5—0.8 cm latis, apice acutato-rotundatis mucronulatis, utrinque (vel tantum subtus) dense adpresse pilosis tardius supra denudatis. Floribus binis axillaribus, pallide flavis, calycibus tubulosis, 13—14 mm longis, dense lanuginosis, vexillo 2.5—2.8 mm longo, 1.4—1.6 mm lato, obovato, supra piloso, raro glabro, alis 17—20 mm lg. Legumen lineari-lanceolatum, 3 cm lg., albidedense villosum.

In stepposis intactis apertis et in quercetis Bessarabiae, Galiciae orientalis, Podoliae, Ucrainae fere totae, Rossiae tanaiticae atque in Caucaso boreali circa Stauropolin, Piatigorsk (Dschinala) et Kislowodsk (in mm. Beschtau et Maschuka).

Typus speciei: Elisabethgrad, 6 Maj 1873, Ed. Lindemann (subnom. *C. elongatus* Kit.) in Herb. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS conservatur.

Степные целинные склоны и дубняки — Бессарабия, Восточная Галиция, Подолия, Украина, ЦЧО (Акатовка Курского р., Задонское лесничество, Предкавказье (Ставрополь, окрестности Кисловодска—Джинала и Пятигорска—Бештау и Машука).

Дает помеси с *C. ruthenicus* Fisch. (*C. Czerniaëvii* V. Krecz.), отличающиеся серой окраской опушения, нередко коротко-волосистой чашечкой и голым флагом (окрестности Харькова, Чугуев).

3 (8). **C. ratisbonensis** Schaeff. Bot. exped. (1760) tab. titul.; Lindem. Fl. chers. I (1881) 134, ex p. (excl. syn.); Pacz. in Acta H. Bot. Univ. Jurjev. XV (1914) 92. — *C. pubescens* Gilib. Fl. lithuan. inch. IV (1781) 81; ejusd. Exerc. phyt. I (1792) 249. — *C. lithuanicus* Gilib. Hist. pl. d'Eur. II (1798) 275.—*C. supinus* Eichw. Skizze (1830) 165; Ldb. Fl. ross. I (1842) 519 (quoad pl. lithuan. et volyn.) non L. — *C. biflorus* Ldb. Fl. ross. 520 (quoad pl. non. Cherson.) non L'Hérit. — *C. biflorus* β. *minor* Schmalh. Фл. Ю. и Ср. Росс. I (1895) 219; Pacz. Флора Полесья I (1897) 149, non Koch.

Бавария, Богемия, Словакия, Венгрия, Вост. Германия, Румыния, Зап. Белоруссия и Полесская Украина (западная часть), а также обнажения р. Тягинки (Пачоский) и в Ананьевском р. на Херсонщине ((Nordmann!).

4 (9). **C. Zingeri** V. Krecz. sp. nova — *C. ruthenicus* var. *Zingeri* Nenuk. ex Litw. in Маевск. Фл. Ср. Росс., 5 изд. (1917) 133 atque ex Litw. in Sched. ed. Herb. Fl, Ross. VIII (1922) 83. — *C. ruthenicus* Litw. in Маевск., l. c., ex p.; 6 изд. (1933) 248, ex p., non Fisch. et Wol. — *C. ratisbonensis* Korsh. in Mém. Ac. Sc. St.-Pétersb., 7 sér., VII, I (1898) 97, ex p.; Сырейщ. Илл. Фл. Моск. губ. II (1907) 287, non Schaeff. — *C. ratisbonensis* ssp. *ruthenicus* Syr. in Acta H. Bot. Univ. Jurjev. XIII (1921) 209 (excl. syn. *C. lithuanicus* et descr. Woloscz.) atque Илл. Фл. Моск. губ. IV (1914) 110.— *C. biflorus* Ldb. Fl. ross. I (1842) 520 (quoad pl. ex Ross. med.); Федч. и Флер. Фл. Средн. Росс. (1910) 517 (excl. var.) ex p., non L'Hérit. — *C. supinus* Mart. Fl. mosqu. (1817) 127, non L.

Planta 40—120 (150) cm alta in sicco nigricans, ramis adscendentibus cortice in sicco atro-fusco, cum novellibus glabris vel subglabris vel in novellibus sparse breviterque adpresse aureo-pilosulis, sed novellis floriferis glabris; foliis sub anthesi bene evolutis viridibus pedicellis subpilosis vel subglabris foliolis oblongo vel anguste obovatis (1.5) 2—2.5 (3) cm lg., (6.8) 1—1.2 (1.5) mm latis basi cuneatis, apice rotundatis supra glabris vel subglabris, subtus sparse adpresse-pilosis. Flores flavi, calycibus oblongo ovato-tubulosis fere cuneato-tubulosis, glabris vel interdum sparse et breviter adpresse-pilosis, 10—11 cm lg., labio superiori nonprofunde emarginato dentibus ovato-cuneatis; vexillo 1.7—2.3 cm lg., 1.3—1.4 cm lato rotundato-obovato venis intense flavis, basi immaculato, supra glabro, alis 1.5—1.7 cm lg., carina glabra vel subglabra. Legumen lineare, 2.5—3 cm lg., breviter adpresse pilosiusculum, partim glabrum vel fere ex toto glabrum.

In pinetis collucatis locis apertis et decliviis solo arenoso vel subarenoso Rossiae mediae a Germania vistulana, Alborossia et Ucraina polessica oriente usque ad flumen Tobol Sibiriae uralensis.

Typus speciei: prov. Nishny Nowgorod distr. Balachna, in silva publica Czernetsky. 1914 V 22et 25 fl. et fr. I. M. Schwetsov legit (sub nom. *C. ruthenicus* var. *Zingeri* Nenjuk. — n° 2552 Herb. Fl. Ross.) in Herb. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS conservatur.

Сухие светлые боры, боровые пустоши, склоны и опушки (на песчаной и супесчаной почвах). Восточная (вислинско-бугская) Германия, Белоруссия, Правобережная и левобережная полесская Украина, средняя лесная часть РСФСР — к северу, не далее водораздела бассейнов Днепра, Волги и Камы (здесь самый северный пункт на Сев. Урале по Лозьве и Тошемке — Н. И. Кузнецов), на юг с островами леса проникает почти до южной границы лесостепи и до южной оконечности Урала — Вост. Сибирь в районе между верховьями Урала, по рр. Исети и Таре вплоть до Тобола.

Гибриды

× **C. Ssyreiszczikovii** V. Krecz. sp. nova hybr. (*C. ruthenicus* Fisch. × *Zingeri* m.).

Species hybridogena, characteribus intermixtis, in zona stepposo-sylvatica occurit, a *Cytiso ruthenico* Fisch. novellis bene foliosis, foliis sub anthesi bene evolutis in sicco nigricantibus aut a *Cytiso Zingeri* mihi floribus majoribus et magis numerosis novellis floriferis cinerascenti villosis praecipue differt.

Помесь встречается в полосе контакта обоих видов, которая совпадает примерно с зоной лесостепи, достигая на севере Оки (и даже р. Москвы), Волги, Камы и Белой, а также Урала в верховьях Урала и Белой.

× **C. Czerniaëvii** V. Krecz. sp. nova hybr. (*C. Lindemanni* m. × *C. ruthenicus* Fisch.). Species hybridogena, ex Ucraina charcoviensis (e Charkovia et ditione opp. Tschugujev) provenientia a *Cytiso Lindemanni* m., pubescentia cinerea, calycis breviter pilosis et vexillo glabro differt.

5 (10). **C. Paczoskii** V. Krecz. sp. nova.

Planta 30—60 cm alta in sicco nigricans, ramis prostratis et arcuate adscendentibus, floriferis — subglabris vel pilosis, novellis dense aureo vel argenteo pilosis foliis et pedicellis pilosis, foliolis ellipticis vel oblongo-obovatis, 1.5—2 cm lg., 0.5—0.6 cm latis supra glabris subtus dense adpresse longe pilosis, ramis sub anthesi vix foliosis. Flores axillares in numero 2—4, flavi, subsessiles, calycibus 10—12 (13) mm longis, dense villosis, vexillo 1.8—2.2 (2.5) cm longo flavido basi atro-fusco (in sicco nigro) supra glabro, alis carina brevioribus, carina pilosa. Legumen lineare, 3 cm longum, dense villosum.

In sylvis frondosis et mixtis Ucrainae occidentalis (in reg. Tarnopolensi), Podoliae et Volhyniae usque ad Shitomir et Sauran (reg. Balta).

Typus speciei: Galicia Orientalis. distr. Tarnopol. Silva prope pag. Kidancy (non procul stat. viae ferrariae Maximowka). 26 IV 1916. A. I. Michelson legit; — in herb. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS conservatur.

Species a *Cytiso Lindemanni* m., cum qua coabitata, differe floribus cum vexillo superne glabro, basi atromaculato ramis prostratis et nigricantia in statu sicco.

An hybr. inter *C. Lindemannii* m. et *C. ratisbonensis* Schaeff.?

Лиственные и смешанные леса. — Зап. Украина (западнее Тарнополя, Житомира), Подолия, Молдавская ССР (Саврань).

6 (11). **C. ruthenicus** Fisch. ex Bess. En. pl. (1822) 29 et 74 (nomen) atque in Ind. pl. Hort. Petrop. (1824) 25 (nomen et ex Wolosz. in Oesterr. Bot. Zeitschr. XXXVI (1886) 151 (descriptio): Pacz. in Acta H. Bot. Univ. Jurjev XV (1914) 93 (excl. forma 2); Litw. in Маевск. Фл. Ср. Росс. 5 изд. (1917) 133, ex p. (quoad pl. steppos. et petros.); Grossh. Фл. Кавк. II (1930) 253 — *C. biflorus* Ldb. Fl. ross. I (1842) 520 (excl. fl. ex Ross. med.); Boiss. Fl. Orient. II (1872) 50 (quoad pl. cauc.); Федч. и Флер. Фл. Евр. Росс. (1910) 517 (excl. var.) ex p., non L'Hérit. — *C. supinus* Ldb. Fl. ross. I (1842) 520 (quoad pl. ex Ross. austr.), non L. — *C. supinus volgensis* Fisch. Cat Hort. Gorenk. (1868) 110; (1812) 68 (nomen) — *C. hirsutus* M. B. Fl. taur.-cauc. II (1868) 165 (excl. syn.); Ldb. Fl. Ross. I (1842) 519 (quoad pl. cauc.), non L. — *C. pilosus* Pall. Reise III (1775) 255, 408 etc. (nomen) — *C. communis* Lindem. in Bull. Soc. Nat. Mosc. XL, 2 (1867) 494; XLIX, 3 (1875) 73 (nomen) — *C. ratisbonensis* Korsh. in Mém. Ac. Sc. St. Pétersb. VII sér. VIII, I (1898) 97 (f. stepposa), non Schaeff. — *C. caucasicus* Grossh. in Grossh. et Schischk. Schaed ad Fl. orient. exs. IX—XVI (1928) 10 atque in Фл. Кав. II (1930) 253.

Бессарабия, юго-восточный угол Белоруссии, Украина, Крым, южная и восточная часть РСФСР (к северу по Оке; Галичья гора).

7 (12). **C. hirsutissimus** Koch in Linnaea, XIX (1847) 62 — *C. colchicus* N. Alb. Prodr. fl. Cauc. (1895) 53; Grossh. Фл. Кавк. II (1930) 253. — *C. biflorus* var. *longi-*

pedunculatis Som. et Lev. in A. H. P. XVI (1910) 110. — *C. austriacus* Boiss. Fl. orient. II (1872) 53, quoad pl. Cauc. orient.; Lipsky in Тр. Тифл. Бот. Сада IV (1899) 271, non L.

По открытым местам, кустарникам и светлым лесам, вплоть до верхнего предела леса — Зап. Кавказ и Турция (Артвинский район и Лазистан).

8 (13). **C. polytrichus** M. B. Fl. taur.-cauc. III (1819) 477; Boiss. Fl. Orient. II (1872) 51; Федч. и Флер. Фл. Евр. Росс. (1910) 547. — *C. hirsutus* M. B. Fl. taur.-cauc. II (1808) 165, ex p.; Ldb. Fl. ross. I (1842) 519, non L. — *C. hirsutus* ssp. *polytrichus* Briq. Ét. Cyt. Alp. Marit. (1894) 171 (quoad pl. taur.)

На скалах Крымской Яйлы у пределов леса и выше.

9 (14). **C. Wulffii** V. Krecz. sp. nova. — *C. polytrichus* auct. (non M. B.) ex p. Planta 5—20 cm alta, caulibus longis procumbentibus vel vix adsendentibus cortice laevi cinerascenti fusco vestitis, novellis pilis sublongis albicantibus subappressis obtectis, foliorum petiolis dense pilosis, foliolis obovato-ellipticis vel oblanceolatis 1—1.5 cm lg., 4—7 mm latis, basi cuneato-ovatis, apice rotundatis vel subrotundatis vix mucronulatis utrinque sparse adpressipilosis. Flores axillares in numero 1—2, numerosis inflorescentiam spicatam unilateralem (pectinatam) formantes, flavi, pedicellis usque ad 7—10 mm longis, calycibus ovato-tubulatis, 14—17 mm longis dense subappresse longe pilosis; vexillo 2.4—3 cm longo, 1.2—1.5 mm lato, rotundato-obovato, supra adpresse piloso; alis 2—2.3 cm longis, apice emarginatis; carina dense crispato-pilosa. Legumen late lineari-lanceolatum, subcurvatum ca 3 cm longum, 6—7 mm latum dense adpresse longe pilosum.

In pinetis et saxosis subalpinis Tauriae et Circassia Caucasi (flum. Laba sup. et Belaja super. usque ad opp. Novorossijsk — ubi in mm. Sukko, Novotschir prope Rajewskaja, Kedrovy Bugor etc.).

Typus speciei: Tauria, supra Jalta, in pineto supra Utschan-su 7/16 V 1901. W. Tranzschel legit — in Herb. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS conservatur.

Сосновые леса и каменистые места у верхнего предела леса на Крымской Яйле и на Кавказе (от водораздела Лабы и Белой до окрестностей Новороссийска — г. Сукко, хр. Новочир, Раевская, Кедровый бугор и др. места).

(10) 15. **C. Skrobiszewskii** Pacz. in Acta Soc. Bot. Pol. II, I (1924) 65. — *C. graniticus* Pacz. in Act. H. Bot. Univ. Jurjev. XV (1914) 97, non Rehm. — *C. leucanthus* Eichw. Skizze (1830) 165, quoad pl. Cherzon. — *C. austriacus* β. *leucanthus* Schmalh. Фл. Ср. и Ю. Росс. I (1895) 318, quoad p. ex Vozniessensk.

Известковые и мергелистые склоны балок и речных долин юго-западной Украины — рр. Громоклея, Тягинка, Ингулец и в окрестностях Херсона и Николаева; Вознесенск на Днепропетровщине.

Ключ для определения ракитников СССР

1. Камнелюбивые растения с ясно-ребристыми ветвями и ложноконечным соцветием из 2—4 белых или бледнорозовых цветов. (Ю.-Зап. Украина) . . . . *C. Skrobiszewskii* Pacz.

+ Растения с округлыми или неясно-бороздчатыми ветвями и многоцветковыми конечными или кистевидными соцветиями из желтых, реже белых, цветов 2

2. Растения с конечными щитковидно-головчатыми соцветиями [цикл **Aulonix** (Raf.) V. Krecz.] 3

+ Растения с кистевидными колосовидными или гребенчатыми (односторонними) соцветиями [цикл **Diaxulon** (Raf.) V. Krecz.] 7

3. Соцветия развиты только на концах молодых ветвей; листочки листьев обратно-яйцевидные, 7—12 мм шир. 4

+ Растения несут разновременно развивающиеся соцветия как на концах старых ветвей, так и на молодых побегах, которые зонтиковидно окружают уже отцветшие плодоносящие соцветия старой ветви; отчего ветви приобретают своеобразный облик; листочки листьев ланцетовидные, 2—8 мм ширины 6

4. Растения с густым, коротко волосистым и прижатым опушением и узкими ланцетными и узколанцетными, также сильно прижато-волосистыми, более или менее остроконечными листочками листьев. Чашечка конически-трубчатая, 8—10 мм дл., густо прижато-волосистая. Флаг 17—20 см длины . . . . *C. austriacus* L.

+ Растения с рассеянным прижато-волосистым опушением и продолговатыми обратно-яйцевидными, под конец сверху почти голыми, наверху округлыми листочками листьев. Чашечка яйцевидно-трубчатая, 10—12 мм длины, рассеянно полуприжато-волосистая, нередко почти голая 5

5. Флаг 17—20 см дл.; цветы золотисто-желтые (мелы сев.-вост. Украины) . . . . *C.Litwinowii* V. Krecz.

+ Флаг (18) 20—25 мм длины; цветы бледные, сернисто или белесо-желтые (Зап. Украина) . . . .*C. Blockii* V. Krecz.

6(3). Растения с довольно густым прижатым и полуоттопыренным опушением, редеющим книзу, на листочках листьев и чашечке; листочки листьев ланцетные, с обеих сторон волосистые. Цветы белые, реже бледножелтые, 16—20 см длины . . . .*C. albus* Hacq.

+ Растения во всех частях мохнатые от длинных оттопыренных, но не густых волосков; листочки листьев сверху под конец совершенно голые и лишь по краю ресничато-волосистые. Цветы бледножелтые, 23—25 см длины . . . . *C. podolicus* Blocki.

7(2). Флаг сверху явно и сильно опушенный. Цветы сидят в пазухах листьев по 1—2 (3) 8

+ Флаг сверху голый. Цветы сидят по (1) 2—3—5 11

8. Крупные растения в 70—120 см высоты, с прямыми ветвями, покрытые густым и серебристым или бархатистым коротким или длинным опушением . . . 9

+ Горные растения с лежачими ветвями и белесым негустым опушением . .10

9. Песчаные растения с прижато-шелковистым и коротким опушением молодых ветвей и листьев и узколанцетными листочками листьев в 2.5—3.5 (а под конец и 4—6) см длины, с немногочисленными расставленными цветами. Чашечка и бобы прижато-серебристо-опушенные. . . . . .*C. borysthenicus* Grunn.

+ Целинно-степные и лесные растения с густым и длинным полуприжатым (бархатистым) опушением побегов и листьев; яйцевидными и продолговато-яйцевидными в 1.5—2.5 см длины листочками листьев и многочисленными цветами. Чашечка и бобы мохнато-волосистые . . *C. Lindemannii* V. Krecz.

10. Растения с ветвями, листьями, чашечкой и бобами мохнатыми от белесых рассеянных волосков; крылышки венчика на конце округлые, цельные (Яйла) . . . . *C. polytrichus* M. B.

+ Растения покрыты прижатыми или полуприжатыми волосками; крылышки венчика на конце с выемкой (лесной пояс гор) . . *C. Wulffii* V. Krecz.

11(7). Более или менее низкорослые растения со стелющимися по земле и приподымающимися ветвями, со слабым опушением молодых ветвей, листьев и чашечки, часто почти голые (реже подольский *C. Paczoskii* V. Krecz. — с густо-опушенными листьями, чашечкой и молодыми побегами). Листья во время цветения хорошо развиты. Чашечка 10—12 мм длины. Цветы 16—23 мм длины[1] 12

+ Более или менее высокие растения с прямыми ветвями и более или менее хорошо опушенными молодыми ветвями, листьями и чашечкой. Листья во время цветения развиты слабо. Чашечка 12—14 мм длины. Цветы (22) 23—28 (30) мм дл. 14

12. Флаг с хорошо выраженным бурым или черно-бурым (у сухих растений) пятном при основании. Растения с распростертыми и лежачими ветвями и потому невысокие, в 10—50 см высоты. Чашечка и бобы рассеянно или б. м. густо волосистые 13

---

[1] При пользовании этой ступенью надо иметь в виду наличие помесей между видами этой ступени и следующей (см. примеч. к *C. ruthenicus*). Все растения, относящиеся к этой ступени (12—13), при сушке чернеют; из видов, относящихся к следующей ступени (14—15), чернеют только кавказский *C. hirsutissimus* Koch., остальные остаются серо-зелеными.

+ Флаг с неясным фиолетовым пятном у основания или почти без пятна. Ветви приподымающиеся, почти прямые, и потому растения в 50—100 и более см высотой. Чашечка почти голая; бобы слабо опушенные, с пролысинами, нередко голые (но в Белоруссии и хорошо опушенные, почти мохнатые). Цветы в колосовидных соцветиях. Листочки листьев почти обратно-яйцевидные (6—8 мм ширины) — Средняя часть РСФСР . .*C. Zingeri* V. Krecz.

13. Растения с лежачими ветвями и потому не более 10—30 см высоты; молодые побеги и листья слабо опушенные, почти голые. Бобы и чашечка рассеянно-прижато-волосистые. Цветы в односторонних (гребенчатых) соцветиях. Листочки листьев продолговатые (3—4 мм ширины) — Вост. Германия и юго-западная Белоруссия . . . . *C. ratisbonensis* Schaeff.

+ Растения с приподымающимися ветвями до 50—60 см высотой; молодые побеги, листья, чашечка и бобы мохнато-волосистые. Цветы в колосовидном соцветии. Листочки листьев эллиптические (4—8 мм ширины) — Подолия . . . . *C. Paczoskii* V. Krecz.

14. Горные растения с длинными (особенно при плодах) цвето- (плодо-) ножками (до 1—1.5 см дл.), покрытые рассеянными, мохнато-оттопыренными (особенно густыми и обильными в молодости) волосками (Зап. Кавказ) . . . . *C. hirsutissimus* Koch.

+ Степные и подгорные растения с короткими (в 3—6 мм дл.) цвето- (плодо-) ножками, более или менее густо покрытые короткими или длинными прижатыми и полуприжатыми бархатистыми волосками 15

15. Растения, покрытые во всех частях густыми и длинными полуприжатыми зеленовато-золотистыми волосками. Цветы сидят в пазухе листа по 1—2(3). Чашечка 13—14 мм длины . . . .*C. Lindemannii* V. Krecz.

+ Растения, покрытые серым коротким и прижатым опушением. Цветы сидят по (2) 3—5. Чашечка 12—23 мм длины . . . . . . *C. ruthenicus* Fisch.

V. I. KRECZETOWICZ

Der Geissklee Ost-Europas

Zusammenfassung

Als Ergebnis der für die Flora der URSS durchgeführten Revision neuen und reichhaltigen Materials praezisiert der Verfasser die Auffassung einer Reihe alter Arten und stellt die neuen Arten-*Cytisus Litwinowii*, *C. Lindemannii*, *C. Zingeri* (Nenuk.), *C. Paczoskii* und *C. Wulffii* auf; ausserdem zwei Bastard-arten: × C. *Ssyreiczczikovii* × *C. Czerniaevii.*

ХРОНИКА

Физиология растений в СССР

(Итоги работы Совещания по Физиологии растений, созванного Академией Наук СССР в январе 1940 г.)

Огромный подъем культуры и науки в нашей стране, наблюдаемый нами ежедневно во всей окружающей жизни, подчеркнут лишний раз на совещании по физиологии растений, созванном Академией Наук СССР в январе текущего года.

В прошлом из скромной, узко академической науки, получавшей приют на кафедрах некоторых передовых университетов и вузов, физиология растений как наука в наше время развернулась в мощное научное движение, захватившее не только специалистов, но и широкие круги агрономов-опытников, передовых колхозников, среди которых уже имеется большой ряд крупнейших новаторов в сельском хозяйстве.

Стахановское движение в сельском хозяйстве особенно ярко выявляет творческую инициативу трудящихся деревни, вызванную великим переломом — переходом сельского хозяйства нашей страны к колхозному строю.

Творческий подъем трудящихся нашей страны в борьбе за решения задач, поставленные III Сталинской пятилеткой в области сельского хозяйства, всколыхнул и увлек широкие круги нашей интеллигенции, работающей над проблемами растениеводства.

Задачи, поставленные перед советской наукой и, в частности, перед физиологией растений планом третьей пятилетки огромны. Решение этих задач требует напряженной творческой работы, ибо они таят в себе труднейшие, теоретически не разрешенные, вопросы. В этом смысле достаточно вспомнить о таких проблемах, как постройка оросительной системы в Средней Азии и, в частности, сооружение большого Ферганского канала, постройка Куйбышевского и Камышенского гидроузла на Волге, введение правильных севооборотов, создание вокруг крупнейших городов необходимых овощных хозяйств и наконец главнейшая Сталинская задача — получение 7—8 миллиардов пуд. зерна ежегодно.

Обязательство советских физиологов растений состоит в настоящее время в том, чтобы оказать максимальную помощь агрономическим наукам при разработке эффективных приемов возделывания растения в целях получения желаемого количества и качества сельскохозяйственной продукции. В этом смысле соображения величайшего нашего физиолога К. А. Тимирязева, высказанные задолго до наших дней, должны быть положены в основу работы советских физиологов. Тимирязев писал: «агрономия ставит вопросы, агрономическая химия дает средства для их научного разрешения; физиология растений, исследуя их на живом объекте деятельности агронома, дает окончательный ответ на запрос практики» (Собр. соч., т. III, стр. 51, изд. 1937 г.).

Между тем вопросам физиологии растений последнее время уделяется далеко не достаточное внимание не только на периферии, но и в центральных учреждениях Наркомзема и ВАСХНИЛА. Мы встречаемся с совершенно бесспорным фактом недооценки и непонимания того положения, что «физиология растений является одной из рациональных основ современного земледелия» (Тимирязев).

В ряде отраслевых институтов и опытных станций лаборатории по физиологии растений закрыты или влачат жалкое существование, далеко не отвечающее тем задачам, которые перед ними должны стоять и уже стоят.

Созванное Институтом физиологии растений Академии Наук СССР Всесоюзное совещание физиологов растений, по существу, первое в истории данной науки, явилось безусловно своевременным и необходимым во всех смыслах. Оно привлекло значительное количество физиологов не только Москвы, но и периферии из союзных и автономных республик. Всего зарегистрировалось участников конференции 401 чел. Помимо официальных делегатов совещания, на заседаниях присутствовало до 300 чел. гостей. Из числа зарегистрировавшихся участников совещания 114 чел. (28.5%) московских и 287 (71.5%) иногородних. По отдельным республикам они распределяются следующим образом: РСФСР — 267 чел., УССР — 75 чел., БССР — 8 чел., Груз. ССР — 16 чел., Узбек. ССР — 15 чел., Азербайдж. ССР — 15 чел., Казахская ССР — 4 чел., Таджикистан — 1 чел. По партийности состав совещания характеризуется следующим образом: членов и кандидатов ВКП(б) — 66 чел., комсомольцев — 24 чел., беспартийных — 311 чел. По квалификации состав дает следующие данные: академиков — 7 чел., чл.-корресп. — 5 чел., профессоров и докторов наук — 60 чел., доцентов, кандидатов наук и ст. научн. сотр. 190 чел., ассистентов и научн. сотрудников без ученой степени — 139 чел.

Необходимо отметить значительное количество женщин — 158 чел., мужчин 249 чел. Уже из этих кратких цифр виден тот значительный размах, который приняло совещание, сделавшееся по существу Всесоюзным совещанием физиологов.

Почти все города, где имеются работники по физиологии растений, были представлены на совещании (Москва, Ленинград, Киев, Тбилиси, Симферополь, Алма-ата, Пермь, Воронеж, Ташкент, Томск, Чебоксары, Казань, Саратов, Ростов, Красноуфимск, Чакино, Ленинабад, Самарканд, Баку, Кировобад, Днепропетровск, Чкалов, Безенчук, Кинель, Харьков, Житомир, Ак-Кавак, Омск, Фергана, Белая Церковь, Херсон, Сухуми, Минск, Горки, Одесса, Уфа, Горький, Мичуринск, Энгельс, Пушкин, Тирасполь, Краснодар).

Помимо большого количества работников ВУЗов, участвовало очень много сотрудников опытных станций и научно-исследовательских институтов.

На Совещании работало 6 секций: 1) роста и развития, 2) минерального питания, 3) стойкости, 4) воздушного питания, 5) обмена веществ и 6) физиологической анатомии растений.

Всего Совещание заслушало 13 пленарных и 180 секционных доклада.

По отдельным секциям они распределяются следующим образом:

1) Секция роста и развития	41	доклад
2) » минерального питания	35	»
3) » стойкости растений	35	»
4) » воздушного питания	25	»
5) » обмена веществ	21	»
6) » физиологической анатомии	23	»
Всего	180	докладов

Следует, однако, отметить, что помимо 213 докладов, тезисы которых были напечатаны к совещанию в виде сборника, Оргкомитет получил свыше 50 заявок на доклады дополнительно, но тезисы которых были представлены поздно и не могли быть напечатаны и заслушаны Совещанием. Совещание поставило себе ряд серьезных программных и организационных задач. Прежде всего в задачу совещания входило поднять идейно теоретический уровень советской физиологии до современной передовой науки. Такой «науки, люди которой, понимая силу и значение установившихся в науке традиций и умело используя их в интересах науки, все же не хотят быть рабами этих традиций, которая имеет смелость, решимость ломать старые традиции, нормы, установки, когда они становятся устарелыми, когда они превращаются в тормоз для движения вперед, и которая умеет создавать новые традиции, новые нормы, новые установки». (Из речи товарища Сталина на приеме в Кремле работников высшей школы 17 мая 1938 г.).

Показать грандиозные задачи и возможности развития науки в условиях социалистического общества, выявить роль и значение передовых идей в нашей действительности составляло одну из основных задач Совещания, ибо нигде в мире, как в СССР, борьба за передовую науку является делом общенародным, общегосударственным, в котором принимают участие не только «избранные», но и широкие трудящиеся массы.

В свете решений XVIII Партсъезда по докладу тов. Молотова о третьем пятилетнем плане необходимо было обсудить основные проблемы, стоящие перед физиологией растений в СССР, особо актуальные с теоретической и практической сторон в настоящее время, наметив конкретные пути для их решения. Критический обмен опытом, путем докладов, обсуждения и личных бесед работников периферийных и центральных учреждений между собою несомненно помог каждому из участников совещания подойти к более вдумчивому построению плана дальнейшей своей работы. Значение широкого личного общения научных работников на подобных совещаниях нами учитывается далеко не достаточно, между тем оно играет в успехе работы далеко не последнюю роль. Наконец необходимо было «инвентаризировать» живые творческие силы, людские кадры, существующие в советской стране и работающие в области физиологии растений. В этом смысле Совещание показало огромный рост советской физиологии. Достаточно вспомнить, что на последнем Всесоюзном съезде ботаников, происходившем в 1928 г., физиология растений была представлена всего одной секцией и то совместно с анатомией растений, с количеством докладов в три-четыре десятка. Наконец, особенно важным являлось выявление и обсуждение возникших и возникающих в советской физиологии растений новых направлений. Среди них несомненно ведущее положение занимает направление, возглавляемое акад. Т. Д. Лысенко.

Работа Совещания складывалась из пленарных и секционных заседаний. Пленум Совещания заслушал обзорные доклады, в которых были даны обобщения существующих научных данных по основным разделам фитофизиологии и были показаны вытекающие отсюда направления в науке.

Доклад проф. О. А. Вальтера был посвящен задачам физиологии растений в связи со стахановским движением в сельском хозяйстве. Несомненно, вопрос этот имеет весьма большое значение, так как применение стахановских методов борьбы за высокий урожай требует от физиологии растений теоретического обоснования, которое и дал проф. Вальтер в своем докладе.

С большим вниманием Совещание выслушало доклады акад. Н. Г. Холодного, особенно его доклад о значении фитогормонов в процессе роста и развития растений. Помимо весьма интересной теоретической части, акад. Холодный указал на возможность применения гормонов для повышения урожая и управления растением.

Яркий доклад об явлениях оплодотворения и наследственной передаче сделал акад. Т. Д. Лысенко. Доклад этот как бы послужил основой для работы секции развития, работа которой шла именно в направлении расширения и дальнейшего обоснования теории стадийного развития.

По минеральному питанию весьма глубокий теоретический доклад о поступлении минеральных веществ в клетку сделал проф. Д. А. Сабинин. На основании критического обобщения новейшей литературы и собственных исследований проф. Сабинин подверг ревизии представления о клетке как об осмотической ячейке и показал значение протоплазмы в поглощении минеральных веществ, а также остановился и на механизме поступления минеральных веществ в растение. Несомненно, что дальнейшая разработка этих представлений должна привести к значительным изменениям в практике применения минеральных удобрений.

Доклад проф. И. Г. Дикусара дополнил предыдущее сообщение, показав возможности управления биохимизмом и урожаем растения путем регулирования минерального питания растений.

Доклад чл.-корресп. Академии Наук Л. А. Иванова был посвящен вопросу, который наименее разрабатывается сейчас советской физиологией растений, несмотря на то, что в этой области так много сделал замечательный русский физиолог К. А. Тимирязев, а именно — изучению фотосинтеза. Л. А. Иванов в своем сообщении показал доминирующее значение фотосинтеза в формировании урожая.

Члены Совещания были ознакомлены с еще не опубликованной теорией циклического старения и омоложения растений в онтогенезе покойного проф. Н. П. Кренке, который незадолго до своей смерти представил тезисы своего выступления. Доклад на эту тему сделал ученик покойного — Л. Г. Добрунов.

Актуальнейшие вопросы устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды, а именно морозоустойчивости и засухоустойчивости, осветил и проф. И. И. Туманов и чл.-корресп. Академии Наук Н. А. Максимов. Проф. Туманов охарактеризовал современное положение вопроса о закаливании растений к низким температурам, обратив специальное внимание на механизм гибели растений от низких температур. Профессор Н. А. Максимов сделал обзор новейших представлений о засухоустойчивости растений, обратив особое внимание на то направление работы по изучению явлений засухоустойчивости, которое ведет Институт биохимии Академии Наук в лице проф. Опарина, Курсанова и Сисакяна.

Чл.-корресп. А. И. Опарин доложил о своих многолетних работах по обратимости ферментативного действия, осветив перспективы, которые открывает данная теоретическая установка для физиологии растений. Важное в теоретическом и практическом отношениях сообщение о значении микроэлементов в жизни растения и в деле поднятия урожая сделал профессор Е. В. Бобко.

Заключительное заседание пленума заслушало блестящий доклад акад. Прянишникова о роли физиологии растений в вопросах химизации страны в третьей пятилетке.

На этом же заседании пленума был заслушан итоговый доклад Зам. Директора ИФР'а А. П. Щербакова о работе Совещания и была принята резолюция с рядом решений принципиального характера.

Собрание устроило овацию старейшему физиологу нашей страны акад. Д. Н. Прянишникову и инициатору организации Совещания акад. А. Н. Баху.

Перейдем к краткой характеристике работ секций. Самой многочисленной секцией на Совещании являлась секция роста и развития. Несомненно, это явление не случайно. Новаторские работы акад. Лысенко по развитию растений дали мощный толчок к процветанию этого отдела физиологии растений. По секции развития было заявлено и сделано наибольшее количество докладов. Характерно, что в этой области работают во всех, даже самых отдаленных уголках нашего Союза. Нет такой опытной станции или ВУЗа, где бы в той или иной мере не осуществлялось изучение данных вопросов. Практическая значимость этих вопросов является очевидной и бесспорной.

Секция уделила основное внимание докладам по дальнейшей разработке теории стадийного развития, явлению фотопериодизма, значению гормонов в процессах роста и развития и, наконец, теории Кренке как основы для применения поливов и подкормок.

Одно заседание секции роста и развития было объединено с секцией стойкости.

Объединенное заседание было посвящено изучению влияния предпосевных воздействий на повышение засухоустойчивости и солеустойчивости (Генкель и Колотова), морозоустойчивости (Ветухова, Харьков), Бригинец (Херсон), стимуляции семян (Скунцов, Томск) физиологической оценке методов отбора для селекции (Семко).

Центральное место в обсуждении на данном заседании занял доклад проф. И. М. Васильева о принципе стадийности, а также теории и практики яровизации семян. В своем докладе проф. Васильев сделал попытку ревизовать теорию стадийного развития, а также практику яровизации семян. По мнению Васильева, прием яровизации должен быть районирован, и для ряда сортов и культур яровизация не должна применяться.

Все выступавшие по докладу подвергли доклад серьезной критике, показав, что, ревизуя теорию стадийного развития, автор не заменяет ее новой теоретической концепцией, а также указали и на недоказанность ряда положений автора.

Секция стойкости заслушала ряд докладов по вопросам морозоустойчивости, засухоустойчивости, солестойкости и орошению. Необходимо отметить, что двум последним областям, несмотря на их значительную актуальность, не уделяется достаточного внимания со стороны физиологов, так как секция заслушала всего четыре доклада на эти темы.

Большое принципиальное значение имели выступления профессора Алексеева (Казань) и доцента Шардакова (Ленинабад), подвергших серьезной критике существующие представления о состоянии воды в клетке.

Значительный интерес представил доклад проф. Баранова (Ташкент) о жизни культурных растений в крайних для них условиях на высотах Памира и в знойных пустынях Средней Азии. Докладчик показал, какую значительную переделку своей природы претерпевают растения в этих условиях и какие огромные перспективы для организации земледелия в этих районах следуют из данных фактов.

Секция минерального питания разобрала ряд вопросов, связанных с теоретическими предпосылками применения минеральных удобрений.

На своих заседаниях секция обсудила следующие вопросы: изменение минерального питания в связи со стадийным развитием, вопросы поступления и передвижения минеральных веществ, влияние минерального питания на биохимизм растений и формообразование, вопросы подкормки растений, внекорневого питания, значения микроорганизмов ризосферы для растения, значения микроэлементов и некоторые другие вопросы. Особенно большой интерес вызвали работы: проф. Мацкова (Харьков) о внекорневом питании у хлопчатника, Тодорова (Ташкент) о влиянии азотного питания на опадение завязей и Овечкина (Харьков) о периодичности минерального питания.

Секция обмена обсудила ряд вопросов, связанных с ферментативной деятельностью растений, биохимическим изучением влияния привоя на подвой, вопросы образования каучука в растении, влияния вирусных заболеваний на обмен и, наконец, по искусственному дозреванию плодов.

Необходимо отметить ведущую роль Института биохимии Академии Наук СССР в работе указанной секции.

Секция фотосинтеза под руководством профессоров Л. А. Иванова и А. Н. Данилова провела большую работу по объединению физиологов, работающих в области фотосинтеза. Как мы уже отмечали, этот весьма важный отдел физиологии не привлекал к себе должного внимания со стороны физиологов нашей страны. Несомненно, Совещание должно положительно сказаться в этом отношении. Секция заслушала доклады по эволюции и механизму фотосинтеза, по углекислотному удобрению, и что особенно важно, обсудила ряд сообщений по методике изучения фотосинтеза (Мальчевский, Толмачев, Ничипорович).

Особенный интерес вызвали доклады Сапожникова (Ленинград) по эволюции фотосинтеза, Тагеевой (Саратов) о значении оводненности растения для фотосинтеза, Головко (Москва) о влиянии минерального питания на фотосинтез и Катунского (Москва) по углекислотному удобрению.

Секция физиологической анатомии успешно объединила разрозненные до сих пор силы анатомов благодаря стараниям куратора секции проф. В. Г. Александрова.

В нашем Союзе имеется целый ряд ученых, интересующихся вопросами анатомии растений и успешно работающих в этой области. Большое количество фитоанатомов, помимо Ленинграда и Москвы, успешно работает в Тбилиси (Цхакая, Джапаридзе, Яценко-Хмелевский), Одессе (Боровиков) и других городах.

Секция вынесла ряд решений по дальнейшему укреплению и развитию анатомии растений в нашей стране.

Не представляется возможным подробно привести все решения Совещания. Остановимся лишь на отдельных, наиболее существенных решениях, имеющих принципиальный характер.

1. Совещание отметило значительный рост советской физиологии растений за последние 12 лет, указало на необходимость разработки теоретических обоснований стахановским методам повышения урожая, а также констатировала недооценку физиологии растений со стороны Наркомзема и ВАСХНИЛа, закрывших ряд лабораторий физиологии растений в крупных научно-исследовательских институтах.

2. Совещание постановило просить Президиум Академии Наук объединить силы физиологов растений путем организации соответственного журнала «Физиология растений».

3. Совещание постановило созывать подобные конференции не реже одного раза в два года и присвоить им название Тимирязевских совещаний.

4. Совещание постановило организовать при Академии Наук постоянное консультационное бюро из видных специалистов для оказания консультации по вопросам методики и направления исследований, а также налаживанию и активированию производства необходимой для этого аппаратуры и реактивов.

5. Большое внимание Совещание уделило вопросу о наследии Тимирязева, постановив сосредоточить все материалы и архивы в одном месте путем организации музея его имени. Кроме того, постановило организовать издание серии научно-популярных книг и брошюр по вопросам физиологии растений под названием «Тимирязевской научно-популярной библиотеки» для агрономов, учителей и колхозников.

6. Как на одну из главнейших задач Совещание указало на необходимость создания сводок и монографий по основным проблемам физиологии с./х. культур, а также составление капитального руководства по методам физиологических исследований.

7. Для усиления подготовки кадров по физиологии растений Совещание признало целесообразным проведение в жизнь следующих мероприятий.

а) Расширить объем преподавания физиологии растений, приведя его в соответствие с развитием науки за последние годы.

б) Установить в типовом учебном плане с./х. вузов правильную последовательность в преподавании физиологии растений и физико-химических дисциплин (органическая, физическая и коллоидная химия), которые должны проходиться раньше физиологии растений.

в) Объединить преподавание физиологии и анатомии растений на одной кафедре в с./х. институтах.

г) Улучшить материальные условия для научно-исследовательской работы при кафедрах физиологии растений в университетах, с./х. и педагогических институтах.

д) Увеличить количество аспирантских мест по физиологии растений при Академии Наук СССР и в союзных республиках, университетах, с./х. и педагогических институтах.

8. Организовать при всех соответствующих крупных научно-исследовательских институтах, опытных и селекционных станциях, лаборатории физиологии растений.

9. Обратить особое внимание на всемерное развитие комплексных форм работы среди физиологов и специалистов смежных областей, а также на вопросы оснащенности современными методами научного исследования.

10. Совещание утвердило предложенные секциями наиболее актуальные вопросы и направления исследований, подлежащие разрешению в самое ближайшее время.

А. По секции роста и развития

1. Широко развернуть работу по изучению физиологии процессов оплодотворения и цветения, периоду покоя и разработке методов управления этим процессом, по вегетативному размножению, влиянию взаимодействия между привитыми компонентами, изучению роли гормонов в процессах роста и развития и т. д.

2. Поставить углубленное изучение возрастных изменений важнейших физиологических процессов в связи с теорией циклического старения и омоложения растений в онтогенезе.

3. Выяснить внутреннюю физиологическую природу протекающих в растениях стадийных изменений.

4. Более углубленно разработать вопросы физиологии направленных изменений наследственных свойств и признаков растений.

5. Расширить работу по разработке приемов предпосевного воздействия на семена, в целях повышения урожайности, обратив особое внимание на необходимость углубленного физиологического анализа этих приемов.

6. Отметить необходимость производства в СССР синтетических гормональных препаратов, для чего просить соответственные организации оказывать содействие учреждениям, где данное производство уже налаживается (Институт химии МГУ под руководством акад. Наметкина).

Б. По секции минерального питания

1. Совещание отметило, что за последние годы сложился ряд оригинальных и перспективных методов исследования, таковы, например: изучение изменений минерального питания в связи со стадийным развитием, воздействие минерального питания на обмен веществ, развитие и формообразование растений, изучение действия микроэлементов, изучение действия предпосевной обработки растворами солей как средство повышения их устойчивости, изучение процессов поступления веществ и т. д. Однако, имеющийся рост физиологических исследований по минеральному питанию является совершенно недостаточным в связи с задачами, стоящими перед наукой в период осуществления плана третьей пятилетки.

Соответственно изложенному:

I. В связи с задачей внедрения правильной системы удобрений и повышения их эффективности поставить изучение:

а) процессов поступления веществ в растительную клетку в зависимости от этапа развития клетки и физиологических особенностей корневой системы;

б) коллоидно-химических изменений протопласта растительной клетки в зависимости от условий минерального питания.

II. В связи с введением правильных севооборотов:

а) выяснить роль микроорганизмов ризосферы в поглотительной способности корневой системы;

б) установить физиологические процессы при фиксации азота клубеньковыми, а также накоплении азота небобовыми культурами под влиянием заражения их клубеньковыми и другими бактериями;

в) изучить особенности минерального питания с./х. растений как основу чередования их в севообороте.

III. В целях разработки и обоснования приемов удобрения, обеспечивающих регулирование формообразования, обмена веществ и темпов развития растений:

а) изучить распределение элементов минерального питания их превращения, передвижения и использования в зависимости от развития и внешних условий, а также изменений в устойчивости растений под действием минерального питания;

б) по изучению биохимизма и морфологии отдельных органов в процессе развития для диагностирования.

IV. В связи с задачей разработки новых приемов воздействия на с./х. растения:

а) предпосевная обработка семян растворами макро и микроэлементов;

б) внекорневое питание растений;

в) по применению опрыскивания растений окислителями и восстановителями.

2. Совещание обратило внимание на необходимость поднятия методики постановки и проведения опытов на более высокий уровень.

Для указанной цели необходимо следующее:

а) внедрение в исследовательскую работу микрометодов, для чего просить Президиум Академии Наук СССР возбудить ходатайство перед соответствующими организациями об изготовлении необходимой для этого аппаратуры;

б) в виду недостаточной точности и быстроты применяемых в настоящее время микрометодов просить Президиум Академии Наук СССР включить в тематический план соответствующих институтов темы по разработке микрометодов;

в) придавая большое значение анализу действия отдельных факторов на отношение растений к условиям минерального питания, считать необходимым обеспечение ряда лабораторий факторастатными установками.

В. По секции воздушного питания

Совещание констатирует, что, несмотря на исключительную важность процесса фотосинтеза для продукции органического вещества растений, работы по фотосинтезу не получают достаточного развития в советской физиологии растений, особенно работы по изучению механизма фотосинтеза, которым Тимирязев посвятил всю свою жизнь.

Продолжить и развить наследие Тимирязева долг советской физиологии.

На основании вышеизложенного считать необходимым для изучения в ближайшем будущем следующие вопросы.

а) изучение эволюционного развития пигмента — пластидного аппарата и эволюции самого процесса фотосинтеза; энергетика первичного процесса в первичных реакциях фотосинтеза; хлорофилла и его состояния в пластидах и т. д.;

б) разработка методов учета фотосинтеза, особенно полевого характера;

в) произвести проверку ряда существующих методов учета фотосинтеза (Иванова и Коссович, Сакса по привесу всей массы растения и др.);

г) обратить особое внимание на изучение вопросов удобрения углекислотой в светокультуре растений, как вопросов, имеющих большое народнохозяйственное значение;

д) изучить влияние различных условий на фотосинтез и продукцию урожая у ряда культурных растений (влияние засоления, минерального питания, водного режима и т. д.).

Г. По секции устойчивости растений

I. Раздел зимостойкости

1. Совещание констатирует ряд теоретических и практических достижений в данной области а) установлены основные вредные комплексы, вызывающие повреждения и гибель озимых хлебов, плодовых и субтропических культур и т. д.; разработаны методы определения зимостойкости озимых и других культур, что дает возможность оценивать большое количество сортов; установлена зависимость зимостойкости растений от их развития; начата работа по обоснованию принципов подбора пар для выведения новых сортов; физиологически подтверждена возможность создания стойких озимых пшениц путем скрещивания их с пыреями; доказана возможность повышения зимостойкости путем предпосевного воздействия и т. д.

2. Совещание отмечает, что полученные достижения не являются все же достаточными для удовлетворения вопросов с./х. производства и предлагает обратить внимание на следующие вопросы:

а) широко развернуть исследования по разработке способов повышения устойчивости и регенерационной способности поврежденных растений.

А. По озимым культурам

1) Выяснить условия зимовки в восточных районах и определить эффективность существующих приемов повышения зимостойкости в условиях Сибири.

2) Разработать эффективные методы отбора зимостойких форм озимых хлебов из популяций, развить работу по физиологической теории подбора пар при скрещивании у озимых пшениц.

3) Шире развернуть изучение условий воспитания на повышение зимостойкости озимых хлебов, а также пшенично-пырейных гибридов.

4) Учитывая большое народнохозяйственное значение продвижения озимых культур на Восток, необходимо организовать в степной и таежной зоне Сибири специальные лаборатории по изучению зимостойкости озимых и усилить аналогичную работу в Саратове.

Б. По многолетним травам

1) Отметить недостаточную изученность вопроса зимостойкости в отношении клевера, люцерны и др.

2) Изучить зимостойкость многолетних трав в связи с их развитием, с влиянием сроков и способов посева, также сроков скашивания.

В. По субтропическим культурам

Расширить начатую работу в направлении борьбы с их вымерзанием, путем регулирования ростовых процессов и повышения эффективности существующих приемов.

Г. По плодовым деревьям

Углубить изучение устойчивости к морозам и заморозкам плодовых культур и винограда в сортовом разрезе с разработкой приемов воздействия, повышающих их морозоустойчивость (регулирование ростовых процессов, применение минеральных удобрений, поливов, прививок воспитания молодых гибридных сеянцев).

II. Раздел засухоустойчивости

1. На основании проведенных работ по засухоустойчивости можно рекомендовать для применения в опытных учреждениях ряд ускоренных физиологических методов определения устойчивости растений к атмосферной и почвенной засухе (метод завядания, применение засушников и суховейных установок).

2. Дальнейшее углубление и расширение работ должно пойти по следующим разделам:

а) Углубленное изучение влияния засухи в различные периоды жизни растения и выяснение физиологической природы устойчивости. Обратить особое внимание на влияние засухи на генеративные органы и формирование урожая.

б) Дальнейшая разработка путей повышения засухоустойчивости культурных растений путем предпосевной обработки семян.

в) Расширение и углубление работ по изучению засухоустойчивости плодовых и лесных пород в связи с лесозащитными полосами.

г) Необходимо критически обработать большой накопленный материал по засухоустойчивости в виде монографии.

д) Для успешной разработки вопросов засухоустойчивости обеспечить опытные учреждения соответствующим оборудованием.

III. Раздел солеустойчивости

1

1) Совещание отмечает, что для правильного разрешения проблемы солеустойчивости путь исследования должен носить комплексный характер и итти в тесной увязке с работами почвоведов, микробиологов, агротехников и селекционеров.

2) Разрешение проблемы освоения засоленных почв, а также изучение солеустойчивости растений, должно итти дифференцированно в зависимости от системы земледелия (орошаемое или сухое), которая имеется в данном районе.

3) Несмотря на актуальность проблемы солеустойчивости растений, необходимо отметить недостаточное внимание, уделяемое этому вопросу.

4) Изучение солеустойчивости должно итти в следующем направлении:

а) Исследования солеустойчивости по фазам и стадиям развития растений с точной характеристикой почв.

б) Изучение физиологической реакции растения на засоление, выяснение активности и распространения корневой системы, влияния удобрений и микроэлементов в повышении солеустойчивости.

в) Разработка методов предпосевного повышения солеустойчивости и методов физиологического отбора солестойких форм.

2

При сухом земледелии возможно освоение только сравнительно слабо засоленных почв (различные типы солонцеватых и солончаковатых каштановых почв и солонцов).

Различные типы солонцов характеризуются не только своим засолением, но и плохими физическими свойствами.

Для разрешения указанных задач необходимо изучение следующих вопросов:

1. Изучение водного режима растений на различных почвах в связи с мульчированием, снегозадержанием, различной агротехникой (типы пахоты, вспашка столбчатого горизонта и др.) и химической мелиорацией этих почв.

2. Физиологическое обоснование подбора солеустойчивых культур для засоленных почв.

3

В условиях орошения возможно освоение наиболее засоленных почв, включая солончаки.

Применительно к орошаемому земледелию задачи физиологического изучения модифицируются, причем особое значение приобретает следующее:

1. Изучение водного режима с целью разработки рационального гидромодуля для различных типов засоления и разных культур.

2. Разработка физиологических основ агротехники засоленных почв (сроки и густота посева, удобрения).

3. Изучение рассоляющего действия люцерны и других предшественников в севообороте.

4

На основании имеющихся физиологических исследований уже в настоящее время можно рекомендовать для производственных опытов и производства следующее:

1. Мероприятия, улучшающие водно-воздушный режим солонцов и водный режим растений (гипсование, мульчирование, снегозадержание и вспашка столбчатого горизонта без оборачивания пласта с последующим дискованием, последнее в первую очередь на кормово-столбчатых солонцах).

2. Отбор солестойких форм в пределах сорта в природной обстановке на засоленных почвах.

3. На основании установленной повышенной чувствительности хлопчатника к засолению при прорастании рекомендовать соответствующими агротехническими мероприятиями понижать содержание солей в почве в этот период.

4. Для производственных опытов, в условиях Западной Сибири, на корковых и среднестолбчатых солонцах можно рекомендовать метод предпосевного повышения солестойкости пшеницы Мильтурум 0821 путем выдерживания наклюнувшихся семян в молярном растворе Вант-Гоффа или поваренной соли в течение одного часа.

Рекомендовать для лабораторной проработки этот прием в других районах и для других сортов и культур.

5. Рекомендовать для лабораторной проработки метод обработки семян солями бора.

IV. Раздел орошения

1. На основании физиологических исследований в настоящее время дана оценка различных способов орошения и показана большая эффективность дождевания, установлены основные периоды наибольшей потребности растения в водоснабжении и минеральном питании.

2. Перед физиологией растений в области орошения стоят в настоящее время следующие основные вопросы:

а) Выяснение наиболее эффективных и пригодных для орошения сортов.

б) Изучение явления полегания, физиологического обоснования способов орошения, разработка методов учета расхода воды растением для подведения баланса орошаемого поля.

3. На основании проведенных работ рекомендовать опытным учреждениям следующие мероприятия:

а) Увязывать сроки полива и подкормки с основными физиологическими этапами в развитии растений.

б) Обратить внимание на внедрение в практику дождевания как наиболее эффективного способа орошения.

в) Для диагностики сроков и норм полива использовать различия в физиологическом поведении растений (содержание воды в листе, поведение устьиц и т. д.).

Д. По секции обмена веществ в растении

Отмечая крупные достижения, имеющиеся у нашей промышленности в результате развития биохимического исследования (реконструирован ряд кустарных производств и созданы новые отрасли, не существовавшие раньше: каучук, витамины, ацетон, глицерин, лимонная кислота и др.), Совещание считает необходимым развить дальнейшее исследование по ряду направлений:

1) Изучение особенностей обмена в связи с систематическим положением и сортовыми свойствами растений, а также зависимость обмена от внешней среды.

2) Изучение влияния искусственных воздействий на обмен (влияние этилена, прививок, температуры и т. д.).

3) Разработка методов биохимического исследования.

4) Изучение обмена веществ в связи с ростом и развитием растений.

5) Изучение наследования биохимических признаков.

6) Значительное расширение работ по физиологии иммунитета у растений, в частности по вопросам обмена у больного растения.

Е. По физиологической анатомии растений

1. Отмечая значение анатомического анализа при физиологическом исследовании и познании жизни растения, Совещание считает необходимым усилить работу по подготовке специалистов.

Для указанной задачи следует:

а) Усилить и улучшить преподавание анатомии растений в ВУЗах.

б) Подготовлять соответственные кадры путем организации аспирантуры по анатомии растений.

в) Организовать специальные лаборатории анатомии в головных растениеводческих научно-исследовательских учреждениях.

г) Создать ряд анатомических монографий по культурным растениям, а также сводки по микрохимии и микротехнике.

д) Считать желательным создание в крупнейших учебных заведениях специальных кафедр по анатомии растений.

2. Непосредственными задачами в исследовании, стоящими перед анатомией растений, можно считать следующие:

а) Изучение явлений, связанных с оплодотворением и развитием семян и плодов, наливом и созреванием зерна, в связи с механизацией уборки и другими задачами практического характера.

б) Изучение роли колоса в водном режиме и фотосинтезе растения для выяснения сущности засухоустойчивости в этот период.

в) Изучение явлений полегания и влияния минерального питания на структуру растения.

г) Изучение процессов структурного метаморфоза, происходящего в растении при прививках и при вегетативной гибридизации.

д) Развитие экологической анатомии для установления характера реакции растения на воздействие ряда географических факторов, условий произрастания и агротехники.

е) Изучение структурных особенностей, сочетанных с наибольшим накоплением в растении каучука, эфирных масел и других веществ.

Приведенный материал с несомненностью свидетельствует об успешном завершении работы конференции, и показывает, что намеченные задачи совещанием в основном выполнены. Успех в дальнейшей работе в этом направлении будет зависеть от проведения в жизнь постановлений и результатов работы совещания.

10 IV 1940 г. *А. Щербаков* (Москва)

О деятельности секции физиологической анатомии на совещании по физиологии растений, состоявшемся 28 I—3 II 1940 в Москве

Состоявшееся в Москве в начале 1940 г. совещание физиологов растений следует признать выдающимся явлением в истории развития ботанических дисциплин в Советском Союзе. Фактически это было не совещание, а съезд работников науки, занимающихся экспериментальными исследованиями над высшими растениями в связи с задачами их культуры — столь были многолюдны совещания и разнообразны доклады, прочитанные на его заседаниях.

Работа совещания, помимо пленарных заседаний, распределена была на шесть секций: 1) роста и развития, 2) минерального питания, 3) стойкости, 4) воздушного питания, 5) обмена веществ и 6) физиологической анатомии.

В настоящем сообщении мы коснемся лишь деятельности секции физиологической анатомии растений.

Организация специальной секции по анатомии растений на совещании — факт, доказывающий реальность роста этой научной дисциплины в Советском Союзе.

До последнего времени, начиная с первого съезда естествоиспытателей и врачей в 1868 г. и кончая последним ботаническим съездом в 1928 г., число докладчиков по разделу анатомии растений было очень незначительно, нередко доклады по анатомии совершенно отсутствовали. Это указывало на весьма малый интерес к вопросам анатомии растений в бывшей царской России.

Лишь после Великой Октябрьской социалистической революции не только заметно умножились кадры исследователей в области анатомии растений, но даже в ряде городов были организованы специальные анатомические лаборатории (Киев, Тбилиси, Ленинград).

Как следствие увеличения числа исследователей анатомов растений, явилась потребность к их объединению. Первый шаг объединения — организация секции физиологической анатомии на только что состоявшемся совещании физиологов растений.

Нельзя не признать, что разработка структуры растительного организма в связи с его физиологическими функциями является одним из плодотворнейших направлений в области анатомии растений. В особенности широки перспективы, открывающиеся перед физиологической анатомией в разрешении ряда вопросов, связанных с растениеводством культурных растений. Проблемы урожая, его формирование, проблемы выработки форм, устойчивых против засухи, холода и т. п., селекция на количество и качество различных продуктов, вырабатываемых техническими, лекарственными и т. д. растениями, в ряде случаев могут быть заметно облегчены или ускорены в своем разрешении при привлечении методов анатомического анализа.

Работа секции физиологической анатомии на совещании физиологов развертывалась преимущественно демонстрацией результатов исследований над различными культурными растениями в связи с различными проблемами физиологии и хозяйства.

Укажем на несколько докладов.

I. Налив и созревание зерна пшеницы в связи с особенностями строения различных частей колоса

Эндосперм зерна пшеницы служит источником питания не только при прорастании развившегося зародыша, но даже в некоторых стадиях формирования последнего. При этом у различных пшениц степень участия развивающегося эндосперма в питании развивающегося зародыша несколько различна. У позднеспелых форм это участие выражено более определенно, нежели у скороспелых. В связи с тем, что эндосперм в своем развитии находится под сильным воздействием зародыша, участки эндосперма, более близко расположенные к зародышу, по циклу изменений, происходящих в клетках формирующегося эндосперма, отличаются от участков, более отдаленных от места расположения зародыша. Так, тип вакуолизации того и другого района различен, различен характер накопляющихся в них питательных веществ, с различной быстротой образуются клеточные оболочки.

Тип вакуолизации молодых клеток эндосперма находится в связи не только с физиологическим состоянием клеточного синцития, но и со скоростью образования клеточной оболочки. От энергии вакуолизации зависит в значительной мере то, каков будет характер залагающегося эндосперма — нуклеарный или целлюлярный.

Колос во всей своей совокупности имеет существенное значение в процессах налива и созревания зерна. Листоподобным частям колоса (колосковым и цветочным чешуям) присущи функции, свойственные нормальным деятельным листьям — ассимиляция и процессы, обусловливающие полноту водного режима развивающегося зерна.

Анатомический анализ этих частей колоса обнаруживает наличие хорошо развитой ассимиляционной и водоносной тканей в них (В. Г. Александров и О. Г. Александрова).

II. Структурные особенности зародыша злаков как приспособления к борьбе с почвенной засухой

Исследование зародыша различных видов и сортов пшеницы показало, что структура зародыша весьма разнообразна и характерна для определенных экологических групп пшеницы.

Характерные особенности в структуре зародыша нашли свое отражение в развитии зародышевых корней и эпибласта, а также сосудистой системы.

Наиболее сильно развита и хорошо дифференцирована корневая система зародыша у ксерофитных видов и сортов. При наличии хорошо развитого эпибласта наблюдается и хорошо выраженная вторая пара добавочных зародышевых корешков. Это создает одну из необходимых предпосылок для успешного развития молодого проростка в условиях почвенной засухи (М. С. Яковлев).

III. Образование каучука у кок-сагыза, как результат жизнедеятельности млечных сосудов

Образование каучука у кок-сагыза не связано непосредственно с фотосинтезом. В ассимилирующей ткани листьев не происходит каучукообразования, о чем свидетельствует отсутствие каучука в мезофильном секрете. Накопление каучука в проростках, выращиваемых в темноте, также указывает на отсутствие непосредственной связи между фотосинтезом и каучукообразованием.

В период наиболее интенсивного каучуконакопления в млечниках появляются в большом количестве моно- и дисахара, которые можно рассматривать как исходный материал для синтеза каучука. Наличие остатков пластид на каучуковых частицах позволяет предполагать, что образование каучука обусловлено деятельностью пластидного аппарата млечных трубок (И. И. Блохинцева).

IV. Физиолого-анатомическое исследование хлопчатника в связи с заболеванием вилтом

При проникновении возбудителя вилта в сосуды растения, начавшийся в результате раневого раздражения некроз вызывает ряд реакций защитного свойства (обильное тиллобразование, появление раневых смол, возбуждение активности камбия).

В результате защитных реакций происходит отчленение участков зараженных сосудов, изоляция паразита и прекращение болезни. Одной из серьезных причин пониженной сопротивляемости растения заболеванию является истощение растения. Обогащение растения питательными веществами повышает устойчивость к заболеванию вилтом. Ограничивая трату органических веществ больного растения на плодообразование, можно повысить его устойчивость и привести его к выздоровлению (Е. Г. Клинг).

V. Анатомия растений, как метод для изучения основных свойств фитоценозов

Анатомическое изучение ценобионтов позволяет выявить средства приспособления последних к жизни в ценозе и более глубоко познать законы формирования и развития ценоза, а также выявить его основные свойства.

Ярусность сложного фитоценоза, как одно из основных его свойств, находит свое объяснение в различной структуре надземных органов ценобионтов.

Анатомическое строение даже одних и тех же видов, обитающих в различных ассоциациях, отражает разницу условий среды и характер взаимоотношений ценобионтов.

Участие одних и тех же видов в различных ассоциациях частично объясняется степенью пластичности анатомической структуры этих видов, а также различной физиологической ролью одних и тех же анатомических структур и, одновременно, разницей в характере взаимоотношений ценобионтов ассоциаций.

Смена аспектов, другое свойство фитоценозов, также находит свое объяснение в различной анатомической структуре эфемеров и растений, летом вегетирующих в ассоциации.

Сравнение анатомического строения различных видов, участвующих в составе отдельных фитоценозов, образующих ряд эндодинамических смен, позволяет судить о типах приспособлений растений, свойственных тому или иному фитоценозу, о направлении изменений среды и характера взаимоотношений ценобионтов (Ф. С. Яковлев).

Выше приведены краткие выдержки из тезисов лишь нескольких докладов, сообщенных на заседаниях секции физиологической анатомии совещания физиологов.

Всего было зачитано 24 доклада. Содержание их было весьма разнообразно. Следует отметить, что организация отдельной анатомической секции была решена не в начале составления плана и организации структуры совещания, а лишь вследствие притока заявок на доклады по анатомии, поступающих в оргкомитет совещания.

Сначала было решено остановиться на подсекции, а затем подсекция выросла в секцию. Следовательно, секцию анатомии создала сама жизнь — потребность научных работников Союза, интересующихся анатомией и ее развитием, объединиться. Исследования в области анатомии и применение ее методов в СССР все расширяются, разрастаются. Это явление нельзя не признать отрадным, особенно со стороны тех, кому дороги интересы анатомии растений. Недалеко, повидимому, и то время, когда будет созвана специальная анатомическая конференция.

Секция физиологической анатомии совещания физиологов далеко не могла собрать всех анатомов Союза и дать им возможность разрешить ряд существенных вопросов, связанных с направлением и развертыванием исследовательской работы.

В. Александров (г. Пушкин)

Конференция по сенокосам и пастбищам горных районов юга СССР при Всесоюзном институте кормов им. акад. В. Р. Вильямса

С 26 I по 2 II 1940 г. в Институте кормов (Качалкино, под Москвой) состоялась первая конференция по сенокосам и пастбищам горных районов. На конференции были заслушаны доклады, посвященные вопросам: 1) организации исследовательской работы по сенокосам и пастбищам в горных районах; 2) рационализация использования и улучшения сенокосов и пастбищ, 3) маршрутного и стационарного изучения растительности.

Из докладов и выступлений представителей местных и центральных исследовательских учреждений выяснилось, что за последние годы проделана большая работа по сенокосам и пастбищам. Почти во всех республиках и областях проводилась, а местами уже закончена инвентаризация (паспортизация) кормовых угодий. В ряде республик проведены большие работы по выяснению: кормовой ценности растений сенокосов и пастбищ, урожайности, динамики нарастания массы. Начаты и проводятся работы по разработке мероприятий по рационализации использования и улучшения кормовых угодий, а также по стационарному изучению их растительности в целях разработки научных основ их улучшения и рационализации использования. В настоящее время сенокосы и пастбища в горных районах изучают, помимо животноводческих опытных учреждений, филиалы Академии Наук СССР, заповедники, кафедры вузов. В проводимой работе, однако, имеется ряд крупных недостатков. Прежде всего нет единого плана исследовательских работ по сенокосам и пастбищам. В результате этого, нередко, различные учреждения в сходных природных условиях разрабатывают одни и те же вопросы, в то время как другие, не менее актуальные вопросы не изучаются вовсе.

Отсутствует единое методическое руководство, нередки случаи, когда опыты проводятся по методикам и схемам, которые не обеспечивают выяснения изучаемого вопроса. Отсутствует продуманный план размещения исследовательской сети. Преобладающая часть опытной работы ведется на низком теоретическом уровне. Как правило, исследовательские работы ряда учреждений сводятся лишь к закладке опытов, к проведению простейших фенологических наблюдений, к учету урожайности, к проведению простейшего ботанического анализа (по хозяйственным группам) пробных укосов. Достаточно углубленных сопутствующих наблюдений для выяснения причин, определивших результаты опытов, обычно не проводится. Интересно, что филиалы Академии Наук и заповедники, располагающие квалифицированными ботаническими кадрами, за последние годы переключились на «производственную тематику» и нередко проводят те же работы и на столь же низком теоретическом уровне, как и животноводческие опытные учреждения. В то же время необходима теоретическая разработка ряда важных вопросов рационализации использования и улучшения кормовых угодий (отдых пастбищ, пастбище- и сенокосообороты, подсев, борьба с сорняками и пр.). На конференции отмечалось, что ботаническим учреждениям более целесообразно сосредоточить свое внимание на разработке теоретических вопросов, связанных с улучшением и рационализацией использования сенокосов и пастбищ.

Необходима также увязка работ ботанических учреждений с работами животноводческих опытных станций и институтов, а также с Институтом кормов. Настоящая конференция явилась первым шагом в этом направлении, на ней был составлен единый тематический план работ, включающий все учреждения, представители которых присутствовали на конференции.

Из геоботанических докладов наибольший интерес представлял доклад Р. А. Еленевского (Кавказский гос. заповедник) на тему «Горные луга как ландшафтное явление». В своем докладе Р. А. Еленевский продемонстрировал две схемы распределения основных типов растительности в горных странах Евразии с севера на юг и снизу вверх, для океанического и для континентального климатов. В докладе также был сделан обзор распределения основных типов лугов по отдельным поясам для основных горных систем Евразии от Альп на западе, до Тянь-шаня и Алтая на востоке.

Информационный доклад о работе ботанико-кормового отряда Кавказской экспедиции Академии Наук СССР в 1939 г. сделала Е. В. Шифферс (БИН).

Из докладов, посвященных стационарному изучению растительности, наибольший интерес представили сообщения И. Г. Андреева (Казахстанский НИЖ) и И. Н. Бейдеман (АЗФАН).

И. Г. Андреев сообщил результаты четырехлетних работ по изучению динамики массы и отавности полынно-эфемеровой степи (с преобладанием *Artemisia sublessingiana*). Запас органической массы здесь нарастает с апреля до июля, затем идет снижение его (засыхание эфемеров, опадение листочков у полыни). Чем засушливее год, тем больше выражена летне-осенняя депрессия. Осенней вегетации обычно нет или она выражена слабо.

Отава хорошо отрастает после апрельских и первых майских срезов. После июньских срезов отрастание происходит лишь в наиболее влажные годы. При срезании в более поздние сроки отава не развивается. Срезание в различные сроки по разному влияет на урожайность в следующий год. При раннем срезании с последующим взятием одной или двух отав урожай снижается на следующий год на 50—70%, при этом наиболее крупные, повидимому, наиболее старые кусты полыни обычно погибают. Чем позже проведено срезание, тем менее выражено вредное последействие на урожай следующего года. При регулярном (в течение 2—3 лет) срезании прогрессивного падения урожая не происходит (повышение жизнедеятельности оставшихся в живых более молодых кустов полыни, семенное возобновление), отавность (в процентах от запаса) при этом возрастает.

Доклад И. Н. Бедеман был посвящен фенологии эфемеров и эфемероидов полынной и карганно-полынной полупустынь в Ширванской степи в Азербайджане.

Вопросам поверхностного улучшения горных лугов были посвящены обзорный доклад Т. А. Работнова «Поверхностные улучшения горных лугов» и ряд других докладов. Большой интерес представлял доклад проф. Н. В. Ржановского, который сообщил о своих наблюдениях над практикой применения навозного удобрения (обычно совместно с орошением) для улучшения лугов в Бурято-Монгольской АССР и в Учкуланском районе Карачаевской АО. Под влиянием регулярного внесения навоза растительность претерпевает большие изменения. На месте малоурожайных злаковоразнотравных травостоев создаются высокоурожайные (до 100 ц/га) злаковые луга с преобладанием пырея, лисохвоста, овсяницы луговой и др. (*Agropyrum repens, Alopecurus pratensis, Festuca pratensis*). При перерыве внесения навозного удобрения злаки вытесняются бобовыми (*Vicia cracca, Medicago falcata* и др., урожайность при этом снижается.

В ряде докладов отмечено, что наиболее эффективными мероприятиями при поверхностном улучшении лугов является внесение удобрений (органических, минеральных) и орошение. Боронование, дискование и пр. обычно не дает положительного эффекта. Подсев семян трав без одновременного внесения удобрений также обычно не дает эффекта. Интересны результаты работ стахановцев-луговодов Калининского района Армянской ССР, тт. Трегубова и Мордовина (сообщение Ш. М. Агабабяна) по подсеву однолетних бобовых (посевной вики и др.) при одновременном внесении навоза. При прикрытии навозом подсеянные семена давали хорошие всходы и обусловливали значительное улучшение качества сена и повышение урожайности. Эти опыты проведены на старых залежах (на полевичниках), где задернение небольшое. Это, повидимому, имело большое значение в определении эффективности этого приема, так как эти опыты, поставленные Армянской опытной станцией на более задернелых почвах не дали результата (Ш. М. Агабабян).

По вопросу борьбы с сорняками отмечалась целесообразность применения простых мер: подкашивания и переменного сенокоснопастбищного использования. Разработка мер борьбы с дантонией (*Danthonia calycina*) был посвящен доклад А. П. Сукоян. Этот сорняк, появившись сравнительно недавно в Лорийской степи (Армения), в настоящее время занимает большие площади, которые с каждым годом увеличиваются.

Вопросы коренного улучшения лугов наиболее полно были затронуты в части подбора культур и изучения травосмесей. Эти вопросы изучаются опытными учреждениями в горных районах недавно, поэтому в докладах сообщались данные краткосрочных (1—2 года) наблюдений, на основании которых нельзя сделать окончательных выводов о пригодности тех или иных растений или травосмесей для отдельных типов лугов. На влажных лугах (луговая степь, субальпы) Кавказа хорошо себя зарекомендовали французский райграс, тимофеевка, овсяница луговая, ежа, эспарцет, клевер красный, клевер шведский, лядвенец рогатый.

В суровых условиях Алайской долины (Киргизская ССР) при поливе лучшие результаты дали пырей американский, райграс французский, костер безостый, а в менее суровых условиях — американский пырей, тимофеевка, люцерна (И. Г. Казаков). В докладах Выходцева И. В. и Г. Д. Матушкина (Киргизский НИИЖ) отмечалась ценность местной дикорастущей посевной люцерны.

Т. Работнов (Москва)

Ответственный редактор: акад. *В. Л. Комаров*

Ответственный секретарь: *Е. И. Штейнберг* Технический редактор *Р. С. Волховер*

Сдано в набор 23/IV 1939 г. Подписано к печати 9 VII 1940 г.
Формат бумаги 70 × 108 см. Печ. л. $5^5/_8$ + 3 вклейки. Уч.-авт. л. 9.9 Тип. зн. в печ. л. 67744
Ленгорлит № 3105. Тираж 2650. АНИ № 1275. Заказ № 464.

Типо-литография Издательства Академии Наук СССР. Ленинград, В. О., 9 линия, 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

(Журнал Русского Ботанического Общества)

Программа журнала: 1) оригинальные статьи по всем отраслям ботаники на русском языке, с франц., немецк. или английск. резюме; 2) флористические заметки; 3) обзоры по отдельным научным вопросам; 4) рефераты новых советских и важнейших иностранных работ; 5) критико-библиографические обзоры учебников и учебных пособий для университетов; 6) хроника научной жизни; 7) личные известия.

Редакционный комитет: *В. В. Алехин* (Москва), *Г. Г. Боссе* (Москва), *Н. А. Буш, Н. Н. Воронихин, Л. А. Иванов*, акад. *В. Л. Комаров, Л. И. Курсанов* (Москва), *Г. А. Левитский*, акад. *А. Рихтер, В. Н. Сукачев, В. Г. Траншель, А. П. Шенников, Е. И. Штейнберг.*

Ответственный редактор: *В. Л. Комаров.*
Ответственный секретарь: *Е. И. Штейнберг.*

Адрес редакции: Ленинград 1, Демидов переулок, 8-а.

ПОДПИСНАЯ ЦЕНА:

На год (6 номеров)	24 руб.
На 6 мес. (3 номера)	12 руб.

Подписка принимается:

Ленинград 104, Проспект Володарского 53-а, «АКАДЕМКНИГА»,
Отдел распространения.

Avis de la rédaction: à partir de 1940 le Journal Botanique de l'URSS est la suite du Journal de Botanique. Les articles originaux sont accompagnés d'un résumé en langue étrangère.

Adresse: Léningrad 1, Démidoff péréoulok, 8-a.

ВНИМАНИЮ ПОЛУГОДОВЫХ ПОДПИСЧИКОВ

Подписка на **Ботанический журнал СССР** на второе полугодие 1940 г. **для новых** подписчиков **закрыта.**

Для обеспечения бесперебойного получения журнала подписчикам, у которых срок подписки истекает в июне, независимо от места сдачи подписки на первое полугодие, необходимо немедленно перевести стоимость полугодовой подписки 12 руб. исключительно по адресу: Москва «12», Б. Черкасский пер., 2, Конторе «АКАДЕМКНИГА», с обязательной припиской на почтовом переводе названия журнала, подробного адреса, срока подписки и № заказа.

Срок и номер заказа Вашей подписки указан на адресном ярлыке бандероли получаемых Вами номеров журнала и в подписной квитанции.

К-ра «АКАДЕМКНИГА»